ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 88
9
СЕНТЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2003

УДК 581.9.34(571.511.8)

© О. М. Афонина, Н. В. Матвеева

МХИ ОСТРОВА БОЛЬШЕВИК (АРХИПЕЛАГ СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ)

O. M. AFONINA, N. V. MATVEYEVA. MOSSES OF THE BOLSHEVIK ISLAND (SEVERNAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: afonina@OA9086.spb.edu; nadyam@NM10185.spb.edu
Поступила 14.04.2003

Флора мхов о-ва Большевик (архипелаг Северная Земля), в которой выявлено 120 видов, относящихся к 25 семействам и 68 родам, является наиболее богатой среди региональных флор полярных пустынь в циркумполярном масштабе. Впервые для острова приводятся 6 видов: *Ceratodon heterophyllus*, *Cinclidium arcticum*, *Dicranum acutifolium*, *Molendoa tenuinervis*, *Schistidium frigidum* и *Sphagnum subsecundum*. Во флоре абсолютно преобладают (95 %) виды с циркум ареалами (циркумполярными в пределах Арктики), почти в равном количестве представлены виды с зональным арктическим ареалом (52.5 %) и полизональные с широким распространением в Голарктике и южном полушарии (45.8 %). По сравнению с тундровой зоной флора мхов заметно обеднена на всех уровнях таксономической иерархии: отсутствует ряд семейств и родов, снижена их видовая насыщенность, а общее число видов, найденных на всем острове, меньше, чем в любой конкретной флоре тундровой зоны Таймыра.

Ключевые слова: флора, мхи, таксономический и географический анализ, о-в Большевик, архипелаг Северная Земля, полярные пустыни, Арктика.

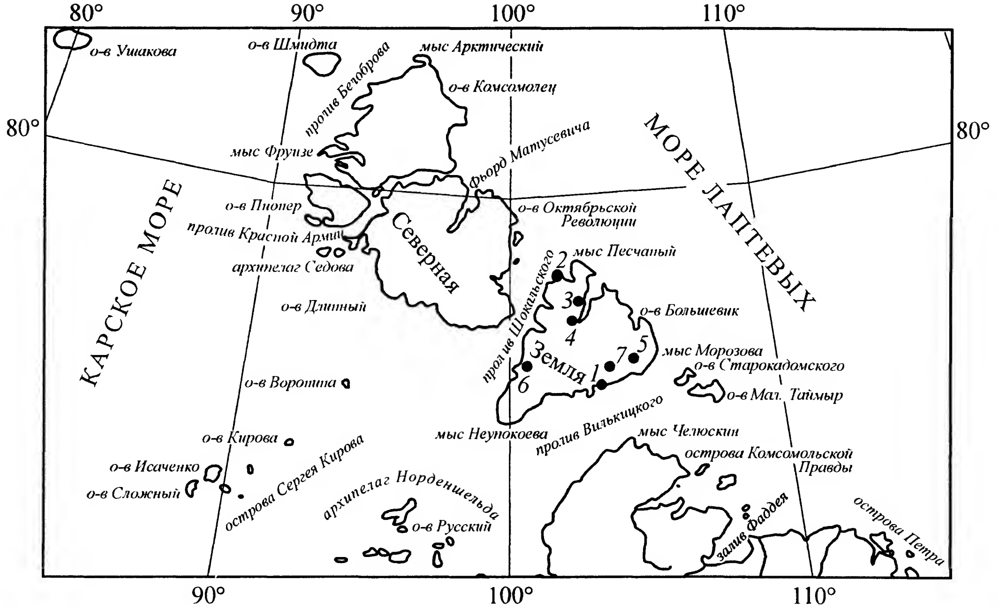
Данная работа — четвертая, в которой приводится информация о мхах о-ва Большевик. Первая коллекция мхов была собрана И. Н. Сафроновой в 1991 г. в северной части острова. Результаты ее обработки (60 видов) были опубликованы в работе, посвященной споровым растениям архипелага Северная Земля (Андреев и др., 1993). В 1997—1998 и 2000 гг. в нескольких районах на приморской равнине и внутренних территориях в южной части острова работали геоботаники Н. В. Матвеева и Л. Л. Заноха, которые проводили специальные флористические сборы мхов, а также сборы к геоботаническим описаниям. После определения этой коллекции число видов мхов, известных для острова, увеличилось до 114 (Афонина, 1999, 2002). Заключительная обработка материалов выявила еще 6 видов. В результате в настоящее время общее богатство флоры мхов о-ва Большевик — 120 видов. В предыдущих публикациях приводились только аннотированные списки видов по конкретным районам без анализа флоры. Цель настоящей работы — дать анализ флоры мхов всего острова. Ее, как не только самую богатую, но и наиболее выявленную среди флор полярных пустынь, можно считать моделью для региональных флор мхов в данной зоне в циркумполярном масштабе.

Характеристика природных условий острова [1]

Местоположение. Остров Большевик — самый южный и второй по величине островов архипелага Северная Земля (см. рисунок). Его площадь 11 312 км^2. Самая

---

[1] Информация о природных условиях взята из монографии Д. Ю. Большиянова и В. М. Макеева (1995).



Район исследования.

1 — бухта Солнечная, *2* — мыс Баранова, *3* — нижнее течение р. Базовой у залива Ахматова, *4* — верховья р. Базовой, *5* — верховья р. Голышева, *6* — среднее течение р. Студеная, *7* — среднее течение р. Лагерная.

южная точка — 77°55′ с. ш. (мыс Неупокоева), самая северная — 79°25′ в. д. (мыс Песчаный).

Геоморфология. Около 20 % площади острова занято ледниками. На свободный ото льда территории выражены 2 денудационные поверхности. Поверхность нижнего денудационного уровня до 120—140 м[2] совпадает с распространением прибрежно-морской равнины, которая подвергалась обработке морскими водами в позднечетвертичное время. Чехол рыхлых морских отложений маломощен и имеет прерывистое распространение. Выше 120—140 м повсеместно выражен склон — крутой на севере, западе и востоке и пологий на юге. Поверхность верхнего денудационного уровня, или приледниковое плато, представлена на высотах выше 200 м.

На острове хорошо выражена гидрографическая сеть. Долины большинства рек, имеющих снежно-ледниковое питание, ориентированы в меридиональном направлении. В основном реки молодые, позднечетвертичного заложения, их долины выполнены крупнообломочным материалом. Но несколько рек — более древние с хорошо выраженными, относительно широкими (иногда до 1 км) и высокими террасами, сложенными мелкообломочным материалом с большим содержанием суглинка.

Геология. Остров сложен преимущественно верхнепротерозойским терригенным флишоидным комплексом пород (песчаники, алевролиты, аргилиты, реже гравилиты и конгломераты, еще реже известковистые разновидности пород до известняков и доломитов). Отсюда очевидно, что подстилающие породы обеспечивают слабокислую реакцию грунтов.

Остров расположен в зоне развития сплошной многолетней мерзлоты. Глубина оттаивания в местах рыхлых четвертичных отложений до 40—50 в суглинистых и до 60—80 см в песчаных и супесчаных субстратах.

Климат. Основные барические центры, влияющие на климат всего архипелага и о-ва Большевик, — арктический и сибирский антициклоны. Устойчивый снежный покров устанавливается в первой половине сентября, снег сходит в конце июня—начале июля. Безморозный период продолжается около 2 мес. В годовом цикле температур преобладают отрицательные. По данным полярной метеостанции Солнечная, среднегодовая температура воздуха –14 °С, положительные температуры имеют только июль (2.2 °С) и август (1.0 °С). Годовое количество осадков — 400 мм, в морской части — 240—260 мм, соответственно за теплый период — 100—120 и 80 мм. Твердые осадки составляют 70 %. Число дней с туманами — около 65 в год, половина из них приходится на теплый период. Пасмурных дней в году — около 180, в июле—августе — по 20—25 в мес. В целом в период вегетации преобладает холодная пасмурная погода с частыми туманами.

---

[2] Здесь и далее все высоты над ур. м.

Зональное положение и растительность. Согласно зональному делению северных территорий (Короткевич, 1958, 1972; Александрова, 1983), архипелаг Северная Земля расположен в зоне полярных пустынь, а о-в Большевик — в ее южной полосе.

К основным характеристикам растительного покрова этой зоны относят его сильную разреженность (голый грунт занимает от 70 до 95 %), общую приземистость и почти одноярусность, преобладание в составе сосудистых растений злаков и разнотравья, отсутствие деревянистых растений и осоковых, доминирование споровых, особенно мхов.

Наиболее разнообразна растительность приморской равнины. В зональных сообществах на низких пологих водораздельных увалах, при общем низком (10—30 %) проективном покрытии, доминируют мхи (*Aulacomnium turgidum*, *Orthothecium chryseon*, *Racomitrium lanuginosum*, *Sanionia uncinata* и др.) и злаки (*Deschampsia borealis* [3] и *Alopecurus alpinus*). В более дренированных местообитаниях по краям увалов или на их относительно крутых склонах растут *Salix polaris* и *Saxifraga caespitosa* (очень редко *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*), из мхов обильны *Hylocomium splendens* и *Tomentypnum nitens*. На увалах у нор леммингов развита зоогенная разнотравно-злаковая растительность (*Alopecurus alpinus*, *Saxifraga cernua*, *Papaver polare*) с высокой (до 80—100 %) сомкнутостью покрова. Небольшие мелкие термокарстовые лужи занимают сообщества, верхний ярус которых сложен *Alopecurus alpinus*, а дно покрыто мхом *Warnstorfia sarmentosa*. На супесчаных дренированных субстратах с маломощным снежным покровом на склонах увалов, узких мысах между отрогами ручьев развиты своеобразные полигональные сообщества из печеночника *Gymnomitrion corallioides* и мха *Racomitrium lanuginosum*. На пологих склонах и днищах долин ручьев большую площадь занимают снежники. В наиболее сырых биотопах с поздно тающим снегом развиты пионерные группировки с *Phippsia algida*, в которых общее покрытие не превышает 5 %. Более дренированные склоны сплошь затянуты «коркой» печеночника *Gymnomitrion corallioides*, в которую вкраплены *Ditrichum flexicaule*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia drummondii*, *Oligotrichum hercynicum* и др., а иногда крупные подушки лишайника *Cetrariella delisei*. На подгорных сырых шлейфах с постоянным в течение всего лета подтоком холодной талой воды развиты сообщества с доминированием злака *Dupontia fisheri* и печеночников *Marsupella arctica* и *Scapania nemorea*. В этих сообществах был найден единственный сфагновый мох *Sphagnum subsecundum*. Здесь же имеются участки, на которых почти нет цветковых растений, а преобладают лишайник *Siphula ceratites* и печеночник *Marsupella arctica*. В каменных развалах («курумы») гранодиоритов и алевролитов на мелкоземе среди крупных глыб имеются небольшие разрозненные фрагменты мохово-лишайниковых группировок из *Racomitrium lanuginosum*, *Gymnomitrion corallioides*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Parmelia omphalodes*, *Sphaerophorus fragilis* и *S. globosus*.

По мере удаления от берега моря разнообразие растительности снижается. Большая часть территории в глубине острова — это каменные развалы разных пород, часто лишенные растительности, но местами с характерными подушками, образуемыми тремя видами мхов (*Andreaea rupestris* var. *papillosa*, *Dicranoweisia crispula*, *Schistidium grandirete*) и лишайником *Cetrariella delisei*, а также единичными цветковыми растениями (*Phippsia algida*, *Saxifraga hyperborea*, *S. cernua*, *S. foliolosa*). Исключение составляют небольшие (протяженностью от 100—200 м до 0.5—1 км) участки древних речных террас в среднем течении рек Студеная и Лагерная, где имеются полигональные сообщества с общим проективным покрытием 10—30 %. В них обильны злаки *Deschampsia borealis*, *Alopecurus alpinus*, *Poa abbreviata*, *P. lindebergii*, ожика *Luzula confusa*, виды разнотравья *Cerastium bialynickii*, *Papaver polare*, *Novosieversia glacialis*, *Saxifraga caespitosa*, *S. platysepala* и *Stellaria edwardsii* и кустарнички *Dryas punctata*, *Salix polaris* и *S. arctica*. Эти красочные во время цветения маков и камнеломок фрагменты — оазисы среди крайне обедненной растительности внутренних районов острова. Похожие сообщества отмечены в северной части острова в пределах приморской равнины на щебнистых склонах горы Звездина (Сафронова, 1993).

На денудационной высокой равнине во внутренних частях острова в среднем течении р. Голышева разнообразие растительности значительно меньше, чем на приморской. Обеднен и состав сообществ и сильно снижено число цветковых растений, а мхи, притом что их разнообразие тоже уменьшается, остаются основным компонентом растительности. Сообщества на пологих выровненных участках и крупно глыбистых развалах на высотах 130—170 м являются заметно обедненными вариантами ассоциаций, развитых в районе бухты Солнечная.

---

[3] Латинские названия растений даны соответственно по: сосудистые растения — Sekretareva (1999); печеночники — Konstantinova, Potemkin (1996); лишайники — Andreev et al. (1996).

Материалы и методика

Сборы мхов проводились в 1991, 1997—1998 и 2000 гг. в 7 пунктах: 3 на севере и 4 на юге острова (см. рисунок, табл. 1).

Мхи были собраны на приморской равнине на высотах не более 100 м на юге (окрестности бухты Солнечная) и на севере (мыс Баранова, р. Базовая) острова и на приподнятой денудационной равнине в среднем течении р. Голышева на высотах 170 и 300 м в 18 км в глубь от пролива Вилькицкого на юго-востоке, а также на вершине горы свободной от льда (нунатак) среди ледника Ленинградского в верховьях р. Голышева и на древних речных террасах в среднем течении рек Студеная и Лагерная на высотах 130 и 150 м на юго-востоке и юго-западе острова на расстоянии 15—17 км от берега моря (см. рисунок).

В основном мхи собирали к геоботаническим описаниям, но в южной части острова, как на приморской равнине, так и во внутренних частях, проводили и специальные флористические сборы, что позволило оценить распределение мхов по всем элементам ландшафта. Всего было собрано более 500 сборных листов и выполнено около 2200 определений. Коллекция хранится в бриологическом гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова, С.-Петербург (LE).

В систематическом списке (табл. 2) семейства располагаются в порядке, предложенном в работе по мхам территории бывшего СССР (Ignatov, Afonina, 1992). Объем и номенклатура отдельных родов и видов приводится в основном в соответствии со списком мхов Российской Арктики (Afonina, Czernyadjeva, 1995) с учетом последних систематических обработок, что отражено в таксономическом и номенклатурном комментарии. Цитирование авторства таксонов дается согласно R. K. Brummitt, C. E. Powell (1992).

Общая встречаемость видов во флоре острова оценена с учетом как распределения видов в природе (на основе около 250 геоботанических описаний), так и встречаемости в гербарных образцах. Использована 5-балльная шкала: очень редко — 1—3 образца (в 1—2 районах); редко — 4—10 (в 1—3); спорадично — 11—50 (более 3); часто — 51—100 образцов; очень часто — более 100 образцов.

ТАБЛИЦА 1

Пункты сборов и коллекторы мхов на о-ве Большевик

	Географический пункт	Геоморфология	Координаты		Год	Коллектор
			с. ш.	в. д.		
Северный берег	Берег пролива Шокальского в 5—15 км к юго-западу от мыса Баранова	Приморская равнина	79° 15′	102° 00′	1991	И. Н. Сафронова
	Нижнее течение р. Базовой у залива Ахматова	То же	79° 07′	101° 40′	1991	То же
	Верховья р. Базовой	» »	78° 55′	102° 45′	1991	» »
Южный берег	Бухта Солнечная	» »	78° 13′	103° 15′	1997 1998 2000	Н. В. Матвеева Л. Л. Заноха
	Р. Студеная	Древняя речная терраса	78° 37′	101° 05′	1998	То же
	Р. Лагерная	То же	78° 22′	103° 31′	2000	Н. В. Матвеева
	Р. Голышева	Верхняя денудационная равнина	78° 26′	104° 28′	2000	То же

ТАБЛИЦА 2

Список мхов о-ва Большевик

Таксон	Географическое положение							Встречаемость	Обилие	Органы размножения	Географические элементы	
	бухта Солнечная	мыс Баранова	р. Базовая	залив Ахматова	р. Голышева	р. Студеная	р. Лагерная				широтные	долготные
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Sphagnaceae												
Sphagnum subsecundum Ness	+							Р	2		БП	Ц
Andreaeaceae												
Andreaea rupestris Hedw. var. *papillosa* (Lindb.) Podp.	+	+			+	+		С	2	fr.	АМ	Ц
Polytrichaceae												
Oligotrichum hercynicum (Hedw.) DC.	+		+		+			С	1		ГП	Ц
Pogonatum dentatum (Brid.) Brid.	+							ОР(3)	1		ГП	Ц
P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv.	+	+			+	+		Ч	1		ОП	Ц
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm.	+	+	+	+	+	+	+	ОЧ	2	fr.	БП	Ц
P. fragile (Bryhn) Schljakov	+							Р	1		А	Ц
Polytrichum hyperboreum R. Br.	+				+			ОР(3)	1		А	Ц
P. juniperinum Hedw.	+							ОР(1)	1		БП	Ц
P. piliferum Hedw.	+							Р	1		БП	Ц
P. strictum Brid.	+					+		С	2		БП	Ц
Psilopilum cavifolium (Wilson) I. Hagen	+	+			+			Р	2	fr.	А	Ц
P. laevigatum (Wahlenb.) Lindb.	+				+	+	+	ОР(3)	1		АМ	Ц
Splachnaceae												
Aplodon wormskjoldii (Hornem.) Kindb.	+							ОР(2)	2	fr.	А	Ц
Splachnum vasculosum Hedw.	+							ОР(1)	1		АМ	Ц
Tetraplodon mnioides (Hedw.) B. S. G.	+							ОР(1)	1	fr.	БП	Ц
Encalyptaceae												
Encalypta alpina Sm.	+	+						Р	1		ГП	Ц

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Географическое положение							Встречаемость	Обилие	Органы размножения	Географические элементы	
	бухта Солнечная	мыс Баранова	р. Базовая	залив Ахматова	р. Голышева	р. Студеная	р. Лагерная				широтные	долготные
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Encalypta procera Bruch	+	+				+		ОР(3)	1	pr.	БП	Ц
E. rhaptocarpa Schwägr.	+					+	+	ОР(2)	1	fr.	БП	Ц
Pottiaceae												
Bryoerythrophyllum recurvirostrum (Hedw.) P. C. Chen	+	+				+		Р	2		БП	Ц
Didymodon asperifolius (Mitt.) H. A. Crum, Steere et L. E. Anderson		+				+		ОР(3)	1		АМ	Ц
D. icmadophilus (Schimp. ex Müll. Hal.) K. Saito		+				+		ОР(1)	1		АМ	Ц
Hennediella heimii (Hedw.) R. H. Zander var. *arctica* (Lindb.) R. H. Zander	+							ОР(1)	1	fr.	А	Ц
Molendoa tenuinervis Limpr.	+							ОР(1)			А	Ц
Pterygoneurum ovatum (Hedw.) Dixon							+	ОР(1)	1	fr.	БП	Ц
Syntrichia norvegica F. Weber		+						ОР(1)	1		АМ	Ц
S. ruralis (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	+	+	+		+	+	+	С	2		БП	Ц
Tortella arctica (Arnell) Crundw. et Nyholm	+					+		ОР(4)	1		А	Аз-Ам
T. tortuosa (Hedw.) Limpr.	+	+						ОР(4)	2		БП	Ц
Tortula mucronifolia Schwägr.	+	+				+		ОР(3)	1	fr.	ГП	Ц
Grimmiaceae												
Grimmia torquata Hornsch.	+		+					Р	2	pr.	АМ	Ц
Racomitrium canescens (Hedw.) Brid. var. *latifolium* Lange et C. E. O. Jensen	+				+			Р	2		АМ	Ц
R. ericoides (F. Weber ex Brid.) Brid.	+	+	+		+	+	+	ОЧ	2		АМ	Ц
R. fasciculare (Hedw.) Brid.	+	+			+			Р	2		АМ	Ц
R. lanuginosum (Hedw.) Brid.	+	+			+	+	+	ОЧ	3		БП	Ц
R. panschii (Müll. Hal.) Kindb.	+				+	+	+	С	1		АМ	Ц
Schistidium andreaeopsis (Müll. Hal.) Laz.	+	+						Р	2		А	Аз-Ам

S. frigidum Blom		+						ОР(1)	1		А	Ц
S. grandirete Blom	+						+	ОР(2)	1	fr.	А	Ц
S. holmenianum Steere et Brassard	+				+	+	+	С	2		А	Ц
S. papillosum Culm.	+				+	+	+	С	2		АМ	Ц
S. platyphyllum (Mitt.) Perss. subsp. *platyphyllum*					+	+		Р	1		АМ	Ц
S. platyphyllum subsp. *abrupticostatum* (Bryhn) Blom	+				+			ОР(2)	1	fr.	А	Ц
Seligeriaceae												
Blindia acuta (Hedw.) B. S. G.	+							ОР(1)	1		БП	Ц
Orthotrichaceae												
Orthotrichum speciosum Nees	+		+	+		+	+	С	2		ОП	Ц
Ditrichaceae												
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	+				+	+	+	Р	2		К	Ц
C. heterophyllus Kindb.	+				+	+		Р	1		А	Ц
Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G.	+	+				+	+	Ч	1		БП	Ц
D. inclinatum (Hedw.) B. S. G.	+						+	Р	1	fr.	АМ	Ц
Ditrichum flexicaule (Schwägr.) Hampe	+	+	+	+		+	+	ОЧ	1		БП	Ц
Saelania glaucescens (Hedw.) Broth.	+							ОР(2)	1		БП	Ц
Dicranaceae												
Arctoa andersonii Wich.					+			ОР(1)	1	fr.	А	Ц
A. fulvella (Dicks.) B. S. G.	+							ОР(2)	1		АМ	Ц
Cynodontium sp.	+							ОР(1)	1		?	?
Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp.		+				+		ОР(2)	1	pr.	ГП	Ц
Dicranella sp.	+							Р	1		?	?
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb.	+	+	+	+	+	+	+	Ч	3	fr.	БП	Ц
Dicranum acutifolium (Lindb. et Arnell) C. E. O. Jensen	+					+		Р			АМ	Ц
D. elongatum Schleich. ex Schwägr.	+	+	+			+	+	С	2		АМ	Ц
D. laevidens R. S. Williams	+		+					Р	1		А	Ц
D. leioneuron Kindb.						+		ОР(2)	1		АМ	Ц
D. majus Sm.	+							ОР(1)	1		ГП	Ц
D. spadiceum J. E. Zetterst.	+		+		+	+	+	Ч	2		ГП	Ц
Kiaeria blyttii (Schimp.) Broth.	+							ОР(3)	1		АМ	Ц
K. glacialis (Berggr.) I. Hagen	+		+		+			С	1		АМ	Ц
Oncophorus virens (Hedw.) Brid.	+					+		ОР(3)	1		ГП	Ц
O. wahlenbergii Brid.	+	+	+		+	+	+	Ч	3		ГП	Ц

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Географическое положение							Встречаемость	Обилие	Органы размножения	Географические элементы	
	бухта Солнечная	мыс Баранова	р. Базовая	залив Ахматова	р. Голышева	р. Студеная	р. Лагерная				широтные	долготные
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Bryaceae												
Bryum arcticum (R. Br.) B. S. G.	+				+			Р	1	fr.	АМ	Ц
B. cyclophyllum (Schwägr.) B. S. G.	+	+		+	+	+		Ч	3	pr.	АМ	Ц
B. pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn et al.	+	+		+		+		Ч	2		БП	Ц
B. rutilans Brid.	+	+					+	Р	2		АМ	Ц
B. subneodamense Kindb.	+							ОР(1)	1		АМ	Ц
B. teres Lindb.	+					+	+	Р	2		А	Ц
Pohlia andrewsii A. J. Shaw	+				+			ОР(3)	1	pr.	АМ	Ц
P. beringiensis A. J. Shaw	+						+	ОР(4)	1	pr.	А	Аз-Ам
P. cruda (Hedw.) Lindb.	+	+	+		+	+		Ч	2	fr.	БП	Ц
P. crudoides (Sull. et Lesq.) Broth.	+							Р	1		АМ	Ц
P. drummondii (Müll. Hal.) A. L. Andrews	+				+			С	2	pr.	БП	Ц
P. nutans (Hedw.) Lindb.	+							Р	1	fr.	БП	Ц
P. schimperi (Müll. Hal.) A. L. Andrews					+			ОР(1)	1	fr.	АМ	Ц
Mniaceae												
Cinclidium arcticum B. S. G.	+							ОР(1)	1		АМ	Ц
Mnium ambiguum H. A. Müll.	+							ОР	1		ГП	Ц
M. blyttii B. S. G.		+						ОР(1)	1		АМ	Ц
M. thomsonii Schimp.	+							ОР(1)	1		АМ	Ц
Aulacomniaceae												
Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwägr.	+	+	+		+	+	+	ОЧ	3		АМ	Ц
Meesiaceae												
Meesia triquetra (Richter) Ängstr.	+							ОР(4)	2		БП	Ц

Bartramiaceae												
Bartramia ithyphylla Brid.	+	+			+	+	+	Ч	1	fr.	БП	Ц
Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb.	+				+	+		С	1		АМ	Ц
Philonotis fontana (Hedw.) Brid.	+	+		+	+			С	2		ОП	Ц
P. tomentella Molendo	+					+		С	1		АМ	Ц
Timmiaceae												
Timmia austriaca Hedw.	+	+	+	+		+	+	Ч	1		АМ	Ц
Theliaceae												
Myurella julacea (Schwägr.) B. S. G.	+	+				+	+	Р	1		БП	Ц
M. tenerrima (Brid.) Lindb.	+	+						ОР(2)	1		ГП	Ц
Thuidiaceae												
Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch.		+				+		ОР(2)	1		ОП	Ц
Leskeaceae												
Pseudoleskeella nervosa (Brid.) Nyholm		+						ОР(1)	1		ГП	Ц
Amblystegiaceae												
Callialaria curvicaulis (Jur.) Ochyra		+						ОР(1)	1		АМ	Ц
Campylium arcticum R. S. Williams	+					+		Р	2		А	Ц
C. stellatum (Hedw.) C. E. O. Jensen	+	+		+		+	+	С	1		БП	Ц
Drepanocladus brevifolius (Lindb.) Warnst.	+	+		+		+		С	2		А	Ц
Hygrohypnum polare (Lindb.) Loeske	+	+		+	+		+	С	2		АМ	Ц
Limprichtia revolvens (Sw.) Loeske	+	+			+	+		С	2		БП	Ц
Pseudocalliergon turgescens (T. Jensen) Loeske	+					+		ОР(4)	2		ОП	Ц
Sanionia georgico-uncinata (Müll. Hal.) Ochyra et Hedenas					+	+		Р	2		БП	Ц
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske	+	+	+	+	+	+	+	ОЧ	2		БП	Ц
Warnstorfia exannulata (B. S. G.) Loeske	+	+						Р	2		БП	Ц
W. sarmentosa (Wahlenb.) Hedenas	+	+	+	+	+	+		Ч	3		БП	Ц
Brachytheciaceae												
Brachythecium turgidum (Hartm.) Kindb.	+	+						ОР(3)	1		АМ	Ц
Cirriphyllum cirrosum (Schwägr.) Grout	+	+		+		+		Р	1		АМ	Ц

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Географическое положение							Встречаемость	Обилие	Органы размножения	Географические элементы	
	бухта Солнечная	мыс Баранова	р. Базовая	залив Ахматова	р. Голышева	р. Студеная	р. Лагерная				широтные	долготные
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn.						+		ОР(1)	1		ОП	Ц
Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske	+	+	+	+		+		Ч	2		ГП	Ц
Plagiotheciaceae												
Plagiothecium berggrenianum Frisvoll	+							ОР(3)	1		А	Ц
Hypnaceae												
Ctenidium procerrimum (Molendo) Lindb.		+				+		ОР(2)	1		АМ	Ц
Hypnum bambergeri Schimp.	+	+		+		+		С	2		АМ	Ц
H. cupressiforme Hedw.		+						ОР(1)	1		БП	Ц
H. holmenii Ando	+							ОР(4)	1		АМ	Ц
H. revolutum (Mitt.) Lindb.	+	+				+	+	Р	1		БП	Ц
H. subimponens Lesq.	+					+		Р	1		АМ	Ц
Isopterygiopsis pulchella (Hedw.) Z. Iwats.	+	+						ОР(3)	1		БП	Ц
Orthothecium chryseon (Schwägr. ex Schultz) Schimp.	+		+		+	+	+	Ч	3		АМ	Ц
O. strictum Lorentz	+	+						ОР(3)	1		АМ	Ц
Hylocomiaceae												
Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G.	+	+	+		+	+	+	Ч	3	A	БП	Ц

Примечание. Встречаемость: ОЧ — очень часто, Ч — часто, С — спорадично, Р — редко, ОР — очень редко (в скобках — число встреч от 1 до 3). Обилие: 1 — расте единично, 2 — образует небольшие чистые дерновинки, 3 — доминирует хотя бы в одной ассоциации. Органы размножения: fr. — со спорогонами, pr. — с выводковыми почками Широтные элементы: А — арктический, АМ — арктомонтанный, ГП — голарктический полизональный, ОП — омниоголарктический полизональный, БП — биполярный, К – космополит. Долготные элементы: Ц — циркум ареал (циркумполярный в пределах Арктики), Аз-Ам — азиатско-американский, «?» — распространение неизвестно.

Обилие вида оценено по 3-балльной шкале: 1 — растет как примесь к другим видам; 2 — образует небольшие чистые дерновинки, но большого обилия в растительных сообществах не достигает; 3 — доминирует в разных или хотя бы одной ассоциации.

При проведении географического анализа использован традиционный в северной флористике принцип биогеографических координат с указанием принадлежности к широтным и долготным элементам (Юрцев, 1968; Юрцев, Камелин, 1991).

Для листостебельных мхов подходы к выделению географических элементов до сих пор не устоялись и соответственно нет общепризнанной системы. Это связано как с широким распространением большинства видов, так и с недостатком информации об ареалах многих видов. В бриофлористических работах долгое время использовали зонально-генетическую классификацию, разработанную А. С. Лазаренко (1956), в которой, однако, имеются моменты, вызывающие справедливую критику. Так, многие бриологи не принимают горный, или «монтанный», элемент, поскольку в основе его выделения лежит не зональный принцип, а экология (Бардунов, 1974). На наш взгляд, дискуссионным является и традиционное отнесение к бореальному элементу большинства видов мхов, ареалы которых выходят далеко за пределы бореального пояса. В ботанической географии в отношении сосудистых растений и лишайников (Голубкова, 1983), а также в зоогеографии для разных групп животных (Городков, 1984) давно принято выделять полизональный (или мультизональный) элемент. В отношении мхов было высказано мнение (Бардунов, Маматкулов, 1991), что системы, в которых принимается этот элемент, выделенный на основе только современного ареала вида, формальны и малопригодны для ботанико-географического анализа. Нет полного согласия среди бриологов и по поводу гипоарктического элемента. Автор данного термина А. И. Толмачев (1932) предложил относить к этому элементу виды, «одинаково характерные как для умеренных частей Арктики, так и для северных частей лесной зоны», хотя при введении термина это относилось к сосудистым растениям. Некоторые бриологи (Лазаренко, 1956; Шляков, 1961) относят к гипоарктическим виды, имеющие более широкое распространение и встречающиеся в нескольких зонах, в том числе в полярных пустынях (например, *Campylium stellatum*, *Limprichtia revolvens* и др.), мы эти виды отнесли к полизональному элементу.

В этих разногласиях слышны отголоски многолетней и не утихающей дискуссии о критериях выделения географических элементов и о желании отразить в единой системе одновременно характеристику распространения (ареалогическая категория) и распределения (синэкологическая категория). Последняя нередко представляется более информативной и для понимания генезиса таксона. Но до сих пор при анализе флор единственной более или менее известной для всей совокупности видов является информация именно о географическом распространении вида или его ареале. У этой категории имеются 3 составляющие: широтная и долготная при распространении в равнинных условиях и высотная, когда вид за пределами своего зонального (равнинного) ареала присутствует в горах в соответствующем поясе. Имея в виду ареал, который у каждого вида один-единственный, независимо от того, какая информация требуется в каждом исследовании, выделение полизональных видов вполне оправдано, когда распространение вида выходит за пределы 1 или 2 зон. Представления о генезисе, распределении в пределах ареала и оптимуме видов должны рассматриваться и отражаться в других системах (см.: Чернов, Матвеева, 2002).

В данной работе при отнесении вида к тому или иному географическому элементу предпочтение отдано современному ареалу вида, хотя и с учетом преимущественного распределения в той или иной зоне. Принятая нами система широтных элементов не совсем согласуется с используемой в отечественной бриологии классификацией А. С. Лазаренко (1956) для видов, распространение которых ограничено Голарктикой, и более близка к классификации М. Kuc (1973), предложенной при анализе флоры о-ва Аксель-Хейберг (Канадский арктический архипелаг).

Широтные элементы

Виды с зональным распространением в Арктике отнесены к 2 элементам: арктический объединяет виды с преимущественным распространением в равнинных территориях севернее границы леса, арктомонтанный — виды, характерные для Арктики и верхних поясов гор более южных широт.

Виды с широким распространением в нескольких климатических зонах (полизональные) отнесены к 4 элементам: полизональный голарктический объединяет виды, распространенные во многих зонах Северного полушария с небольшим преимуществом в бореальной; полизональный омниоголарктический — во многих зонах Северного полушария и за его пределами; биполярный — во многих зонах Северного полушария и дизъюнктивно в южной части Южного (в Южной Америке, Антарктиде и/или частично в Австралии), в тропиках такие виды отсутствуют на равнинных территориях, но могут встречаться высоко в горах; космополиты встречаются на всех континентах в обоих полушариях.

Долготные элементы

Из-за достаточно гомогенного по долготному распространению состава рассматриваемой совокупности выделено только 2 элемента: циркум ареал, на долю которого приходится 95.8 % всех видов, имеющих в пределах Арктики циркумполярное распространение, а азиатско-американский, представленный 3 видами.

Результаты и обсуждение

Таксономический и номенклатурный комментарий

В последнее время опубликовано много бриологических работ, в которых пересматривается номенклатура и объем отдельных таксонов. Изменения привычных названий и статуса таксонов меняют представление о богатстве и составе ведущих родов, о распространении видов и создают определенные трудности при сравнении флор. Поэтому прежде чем приступить к таксономическому анализу флоры мхов о-ва Большевик, необходимо сделать некоторые пояснения по отдельным таксонам, которые ниже приводятся в алфавитном порядке.

Arctoa andersonii Wich. — редкий арктический вид, впервые указывался для Российской Арктики (мыс Челюскин) как *A. fulvella* var. *andersonii* Grout (Благодатских и др., 1979). В последнее время *A. andersonii* признается самостоятельным видом, который хорошо отличается от *A. fulvella* (Dicks.) B. S. G. более короткой ножкой спорогона, симметричной коробочкой и крупными спорами — (26-)31—32(-44) vz. (14-)18—20(-24) мкм.

Campylium arcticum R. S. Williams (=*C. zemliae* C. E. O. Jensen) — номенклатура дается по L. Hedenäs (1997). Для Российской Арктики вид ранее приводился как *C. zemliae* (Абрамова и др., 1961; Afonina, Czernyadjeva, 1995), в то время как для арктической части Северной Америки указывался *C. arcticum*. Судя по всему, один и тот же вид давался под разными названиями. Для решения этого вопроса необходимо было сравнить типовой материал, но тип *C. zemliae* обнаружить не удалось. Поэтому L. Hedenäs хотя и признает приоритет за *C. zemliae*, который был описан раньше, чем *C. arcticum*, предложил отнести его к неясным таксонам, а за видом, имеющим широкое распространение в арктических широтах, оставить последнее название.

Ceratodon heterophyllus Kindb. ранее приводился для арктических регионов как *C. purpureus* var. *rotundifolius* Berggr. В данной работе мы вслед за E. Nyholm (1987), A. A. Frisvoll и A. Elvebakk (1996) рассматриваем его как самостоятельный вид. От *C. purpureus* (Hedw.) Brid. он отличается короткими и широкими листьями с тупой верхушкой, более крупными клетками листа (12—16(22) vs. 9—12(14)мкм) и более крупными спорами (18—21 vs. 10—17 мкм). На острове оба вида встречаются вместе и даже растут в одной дерновинке.

Didymodon icmadophilus (Schimp. ex Müll. Hal.) K. Saito (=*D. rigidulus* Hedw. var. *icmadophilus* (Schimp. ex Müll. Hal.) R. H. Zander) — номенклатура по K. Saito (1975).

Hennediella heimii (Hedw.) R. H. Zander var. *arctica* (Lindb.) R. H. Zander (=*Pottia heimii* (Hedw.) Fürnr. var. *arctica* Lindb.) — номенклатура по R. H. Zander (1993).

Dicranum laevidens R. S. Williams приводится как самостоятельный вид, согласно E. Nyholm (1987). Раньше многие бриологи, в том числе и отечественные, рассматривали его в качестве синонима *D. angustum* Lindb. *D. laevidens* имеет тупые кончики листьев и утолщенные, сильно пористые стенки клеток листа и гладкий перистом, в то время как у *D. angustum* все клетки тонкостенные и непористые. Систематическое положение этих видов нуждается в дальнейшем изучении, самостоятельность последнего не признают канадские бриологи (Bellolio-Trucco, Ireland, 1990), относя его в синонимы *D. spadiceum* J. E. Zetterst.

Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. в Арктике представлен формой, которую обычно рассматривали как var. *obtusifolium* (Geh.) Paris или как самостоятельный вид *Hylocomium alaskanum* (Lesq. et James) Austin. Но W. C. Steere (1978) в ходе своих исследований в Арктике пришел к выводу, что *H. alaskanum* является физиолого-экологической тундровой формой, или экотипом, и не заслуживает выделения в самостоятельный таксон. Этой точки зрения придерживаются и другие бриологи, работающие в Арктике (Kuc, 1963, 1973; Frisvoll, Elvebakk, 1996), к которым мы и присоединяемся.

Limprichtia revolvens (Sw.) Loeske (=*Drepanocladus revolvens* (Sw.) Warnst.; *Scorpidium revolvens* (Sw. ex Anonymo) Hedenas) — номенклатура вида дана по L. Loeske (1907) и R. Tuomikoski et T. Koponen (1979).

Molendoa tenuinervis Limpr. — рассматривается как самостоятельный арктический вид, характеризующийся мелкими размерами листьев, пластинка которых местами может быть 2-слойной. В сводке по мхам Российской Арктики (Afonina, Czernyadjeva, 1995) он был отнесен в синонимы *M. sendtneriana* (B. S. G.) Limpr. согласно R. H. Zander (1977).

Orthothecium chryseon (Schwägr. ex Schultz) Schimp. в данной работе рассматривается в широком смысле без выделения внутривидовых таксонов, хотя ранее для острова наряду с типовой разновидностью приводилась var. *cochlearifolium* (Lindb.) Limpr. (Афонина, 1999). Арктический материал по роду *Orthothecium* нуждается в более углубленном изучении.

Pohlia schimperi (Müll. Hal.) A. L. Andrews большинством отечественных бриологов признается самостоятельным видом (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Шляков, Константинова, 1982). Вместе с тем некоторые исследователи рассматривают его в рамках *P. nutans* без выделения таксономического ранга (Frisvoll, Elvebakk, 1996). В отличие от последнего *P. schimperi* — двудомный вид с прижатыми, почти прямостоячими красноватыми листьями. Монограф рода *Pohlia* J. Shaw (1982) считает эти признаки неубедительными для разграничения этих видов, тем не менее он не относит *P. schimperi* в синонимы *P. nutans*, отмечая, что для решения данной проблемы необходимо изучение дополнительного материала.

Pseudocalliergon turgescens (T. Jensen) Loeske (=*Scorpidium turgescens* (T. Jensen) Loeske) — номенклатура дается по L. Hedenäs (1990).

Определение североземельского материала по роду *Racomitrium* проводилось с учетом последних монографических обработок (Frisvoll, 1983; 1988; Berdnarek-Ochyra, 1995). Соответственно *R. canescens*, который раньше во флористических работах рассматривался в широком смысле, в нашем списке представлен 3 таксонами: *R. canescens* var. *latifolium*, *R. ericoides* и *R. panschii*.

Sanionia georgico-uncinata (Müll. Hal.) Ochyra et Hedenas (=*S. nivalis* Hedenas) — биполярный вид, пока с недостаточно ясным распространением. Сравнительно недавно из Фенноскандии был описан арктический вид *S. nivalis* (Hedenäs, 1989). Спустя почти 10 лет R. Ochyra и L. Hedenäs (Ochyra, 1998) установили его идентичность с *Hypnum georgico-uncinata* Müll. Hal. — почти забытым видом, описанным с о-ва Южная Георгия (Антарктида), и сделали новую комбинацию *Sanionia georgico-uncinata*.

Состав рода *Schistidium* во флоре острова пересмотрен в соответствии с монографической обработкой рода (Blom, 1996, 1998). Установлено, что комплекс *S. apocarpum/strictum* представлен 3 видами — *S. frigidum*, *S. grandirete* и *S. papillosum*. Виды *S. andreaeopsis* и *S. holmenianum* приводятся как самостоятельные, хотя ранее они объединялись, и последний приводился в качестве синонима первого (Frisvoll, 1986; Ochyra, Afonina, 1986). Номенклатура *S. platyphyllum* (=*S. alpicola* (Hedw.) Limpr. var. *latifolium* (J. E. Zetterst.) Limpr.; *S. rivulare* (Brid.) Podp. subsp. *latifolium* (J. E. Zetterst.) B. Bremer) дается согласно H. Blom (1998). На острове обнаружен и арктический подвид этого вида — subsp. *abrupticostatum*, который в Российской Арктике ранее приводился с о-ва Визе как *S. apocarpum* var. *didymontoides* Loeske et L. I. Savicz (Савич, 1936). H. Blom установил идентичность этого таксона с ранее описанным *S. apocarpum* var. *abrupticostatum* Bryhn, который по ряду признаков спорофита и гаметофита близок к *S. platyphyllum*, соответственно была сделана новая комбинация — *S. platyphyllum* subsp. *abrupticostatum*.

Timmia austriaca Hedw. — очень полиморфный вид. Для арктических регионов обычно приводится var. *arctica*, выделение которой основывается на таких признаках гаметофита, как зубчатость жилки в ее верхней части и гладкая влагалищная часть листа. Но G. R. Brassard (1980), исследовавший род *Timmia*, пришел к выводу, что признаки гаметофита *T. austriaca* проявляют большую вариабельность, поэтому не имеет смысла выделять внутривидовые таксоны.

Номенклатура *Warnstorfia exannulata* (B. S. G.) Loeske [=*Drepanocladus exannulatus* (B. S. G.) Warnst.] и *W. sarmentosa* (Wahlenb.) Hedenas [=*Calliergon sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb.] дается по L. Hedenäs (1993).

Анализ флоры

Таксономический анализ. Флора листостебельных мхов о-ва Большевик насчитывает 120 видов, относящихся к 25 семействам и 68 родам. Двумя подвидами представлен 1 вид, только арктической и арктомонтанной разновидностями — 2 вида (табл. 2). В таксономический анализ включены *Cynodontium* sp. и *Dicranella* sp., которые не удалось идентифицировать до вида из-за отсутствия спорогонов.

По сравнению с предыдущими публикациями (Андреев и др., 1993; Афонина, 1999, 2002) в данной работе добавлены *Ceratodon heterophyllus*, *Cinclidium arcticum*, *Dicranum acutifolium*, *Molendoa tenuinervis*, *Schistidium frigidum* и *Sphagnum subsecundum*. Указания о нахождении на острове *Dicranum angustum* Lindb., *Schistidium apocarpum* (Hedw.) B. S. G. и *S. boreale* Poelt (Афонина, 1999) признаны ошибочными, теперь они относятся соответственно к *Dicranum laevidens*, *Schistidium platyphyllum* subsp. *abrupticostatum* и *S. papillosum*.

В пределах выявленных 25 семейств виды распределены следующим образом. Только о 7 семействах можно говорить как о многовидовых (более 5 видов). Поэтому традиционная в северной флористике оценка доли 10 ведущих семейств, в число которых в данном анализе приходится включать и содержащие по 4—5 видов, несколько формальна. Эти 10 семейств объединяют 96 видов (80 % флоры острова). В полярных пустынях на мысе Челюскин (Благодатских и др., 1979) этот показатель составляет 81 %. На п-ове Таймыр в разных подзонах тундр (от южных до арктических) он несколько ниже и примерно равен 75 %: пос. Кресты — 75.6 %, пос. Тарея — 72.6 %, устье р. Убойная — 75 % (Благодатских, 1973, 1978; Каннукене, Матвеева, 1986; Kannukene, Matveyeva, 1996), что считается характерным для бриофлор тундровой зоны.

Самые богатые семейства (табл. 3) — *Dicranaceae* (16 видов), *Bryaceae* (13) и *Grimmiaceae* (12) опережают сем. *Amblystegiaceae*, стабильно занимающее 1-е место во флоре в целом и во всех конкретных флорах тундровой зоны Таймыра (Матвеева, 1998). Последнее во флоре о-ва Большевик разделяет 4—6-е места с семействами *Polytrichaceae* и *Pottiaceae* (по 11 видов). Уменьшение числа видов в этих семействах относительно флоры Таймыра неравноценно. В сем. *Amblystegiaceae* абсолютное число видов сокращается почти в 3 раза, в *Dicranaceae* и *Bryaceae* — примерно в 1.5, а в *Grimmiaceae* и *Polytrichaceae* остается на том же уровне. Вдвое меньше и число видов в семействах *Pottiaceae* и *Hypnaceae*, занимающих 4—6-е и 7-е места во флоре о-ва Большевик. Семейства *Bartramiaceae*, *Brachytheciaceae* и *Ditrichaceae*, стоящие в конце спектра, утрачивают только по 1—3 вида, в то время как в сем. *Mniaceae* число видов сокращается в 4 раза.

В остальных семействах виды распределены следующим образом: по 3 вида в *Encalyptaceae* и *Splachnaceae*, 2 — в *Theliaceae* и по 1 — в *Andreaeaceae*, *Aulacomniaceae*, *Hylocomiaceae*, *Leskeaceae*, *Meesiaceae*, *Orthotrichaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Seligeriaceae*, *Sphagnaceae*, *Timmiaceae* и *Thuidiaceae*.

Самая показательная черта флоры мхов острова — то, что сем. *Sphagnaceae*, которое в пределах тундровой зоны входит в 5 наиболее богатых семейств, представлено единственным видом. Идентификация образцов сфагновых мхов, собранных в сообществах с доминированием *Dupontia fisheri* и печеночников рода *Scapania* на сырых подгорных шлейфах с подтоком холодной воды с тающих снежников в течение всего вегетационного периода, вызвала определенные трудности, поэтому они были отправлены норвежскому сфагнологу K. I. Flatberg. После тщательного изучения он идентифицировал наши образцы как *Sphagnum subsecundum*, который в высоких широтах проявляет сильную фенотипическую изменчивость. Обсуждая находку этого вида на острове, надо скорее говорить не столько о слабой представленности данного семейства, сколько о том, что этот вид вообще присутствует во флоре. Отсутствие сфагновых мхов названо одним из диагностических признаков при обосновании самостоятельного статуса зоны полярных пустынь (Александрова, 1983). Их нет в полярных пустынях Земли Франца-Иосифа (Чернядьева, 1992; Odasz, 1996), мыса Челюскин (Благодатских и др., 1979), северной части о-ва Элсмир (Brassard, 1971b, 1976) и Земли Пири (Гренландия) (Holmen, 1960), но приводится один вид — *S. teres* (Schimp.) Ängstr. ex Hartm. для о-ва Беннета (Абрамов, Абрамова, 1992). В тундровой зоне Российской Арктики даже в самой северной подзоне арктических тундр сем. *Sphagnaceae* за редким исключением входит в десятку ведущих. На Таймыре в районе устья р. Убойной оно включает 10 видов (Kannukene, Matveyeva, 1996), в арктических тундрах Ямала — 12 (Czernyadjeva, 2001) и о-ва Врангеля — 15 (Афонина, 2000). Присутствие сфагнового мха можно объяснить положением о-ва Большевик в южной полосе зоны полярных пустынь.

Характерная особенность структуры исследованной флоры — слабая представленность сем. *Mniaceae*. Из 16 видов, отмеченных южнее во флоре Таймыра, найденные на острове 4 вида редки и встречаются в незначительной примеси среди других мхов.

В значительной степени обеднение видового состава флоры острова обусловлено понижением видовой насыщенности семейств. Так, среднее число видов в 1 семействе во флоре о-ва Большевик — 4.8, во флорах тундровой зоны Таймыра — более 5: р. Убойная (арктические тундры) — 5.7, пос. Тарея (типичные тундры) — 6.0,

ТАБЛИЦА 3

Наиболее богатые семейства и роды флоры мхов о-ва Большевик

Семейство	Число видов	Место во флоре	Род	Число видов	Место во флоре
Dicranaceae	16	1	*Pohlia*	7	1
Bryaceae	13	2	*Schistidium*	6	2—3
Grimmiaceae	12	3	*Dicranum*	6	2—3
Amblystegiaceae	11	4—6	*Bryum*	5	4—6
Polytrichaceae	11	4—6	*Racomitrium*	5	4—6
Pottiaceae	11	4—6	*Hypnum*	5	4—6
Hypnaceae	9	7	*Polytrichum*	4	7
Ditrichaceae	5	8	*Encalypta*	3	8—9
Bartramiaceae	4	9—11	*Mnium*	3	8—9
Brachytheciaceae	4	9—11			
Mniaceae	4	9—11			

пос. Кресты (южные тундры) — 5.4 (Благодатских, 1973; Каннукене, Матвеева, 1986; Kannukene, Matveyeva, 1996).

Переходя к анализу состава и богатства родов, можно сказать, что только 7 из них содержат более 3 видов: самый богатый *Pohlia* — 7, роды *Dicranum* и *Schistidium* — 6, *Bryum*, *Racomitrium* и *Hypnum* — по 5, *Polytrichum* — 4 вида. Тремя видами представлены 2 рода (*Encalypta* и *Mnium*), двумя — 17, а более половины (41 из 68) родов содержат 1 вид. Значительное число последних слагается как родами, имеющими по 1 виду во всей флоре Таймыра (например, *Aplodon*, *Andreaea*, *Cirriphyllum*, *Conostomum*, *Dicranoweisia*, *Hylocomium*, *Oligotrichum*, *Tomentypnum*), так и теми, в которых число видов уменьшается на острове до 1 (*Aulacomnium*, *Brachythecium*, *Cinclidium*, *Meesia*, *Sphagnum*):

Новый взгляд на систематику некоторых родов изменил привычные представления об их богатстве, отраженные в литературе по бриологической флористике Арктики. В состав ведущих (с 5 видами) попал бы род *Drepanocladus*, в котором по новой номенклатуре на острове всего 1 вид (*D. brevifolius*), а остальные виды, ранее включаемые в этот род, пополнили 1—2-видовые роды (*Limprichtia revolvens*, *Sanionia uncinata* и *S. georgico-uncinata*, *Warnstorfia exannulata*). Относительно большое (6) число видов в роде *Schistidium* связано с изменением объема отдельных видов (Blom, 1996, 1998).

Основная особенность состава группы наиболее богатых родов по сравнению с флорами мхов тундровой зоны — это, во-первых, отсутствие в ней рода *Sphagnum* и, во-вторых, первая позиция рода *Pohlia*, который в общей флоре мхов Таймыра и в конкретных флорах в разных подзонах не поднимается выше 4-го места. Из остальных 6 родов, включая *Drepanocladus*, в объеме, принятом в «Определителе листостебельных мхов Арктики СССР» (Абрамова и др., 1961), 4 входят в состав 5 ведущих во флоре Таймыра (*Bryum*, *Dicranum*, *Drepanocladus* и *Hypnum*), при том, что число видов в них на острове сокращается в 2 раза. Относительно флоры Таймыра в родах *Racomitrium* и *Schistidium* число видов примерно одинаковое, в роде *Polytrichum* на 2 вида меньше. Стоит отметить и отсутствие не только в группе богатых, но и вообще во флоре рода *Calliergon* (*C. sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb. по новой номенклатуре отнесен к другому роду — *Warnstorfia sarmentosa*).

По сравнению с флорами мхов тундр Таймыра отмечено небольшое снижение видовой насыщенности родов: среднее число видов в 1 роде во флоре о-ва Большевик — 1.76, низовьев р. Убойная — 2.0, окрестностей пос. Тарея — 2.2 и пос. Кресты — 2.0.

Богатство. По общему числу видов (120) флора мхов о-ва Большевик — самая богатая региональная флора в зоне полярных пустынь. По числу видов с ней сравнимы флоры соразмерных с островом по площади Земли Франца-Иосифа — 113 видов (Афонина, Чернядьева, 1996) и о-ва Октябрьской Революции — 104 (Ходачек, 1986; Афонина, 2002). В других районах этой зоны в пределах Российской Арктики цифры видового разнообразия мхов значительно ниже: мыс Челюскин — 89 (Благодатских и др., 1979; Афонина, 2003); о-ва Де Лонга: о-в Беннета — 49 (Абрамов, Абрамова, 1992) и о-в Жохова — 45 (Самарский и др., 1997), что связано с их небольшими размерами. С ними корректнее сравнить цифры видового богатства отдельных районов о-ва Большевик (что соответствует конкретной флоре), которые варьируют в широком диапазоне: на приморской равнине в 3 северных точках — 63, в бухте Солнечная — 105, на речной террасе р. Студеная — 62 и на верхней денудационной равнине в среднем течении р. Голышева — 42. Вероятно, для зоны полярных пустынь величину около 100 видов можно считать типичной для флор мхов крупных островов и архипелагов с хорошо развитым ландшафтом.

В сравнении же с более южными тундровыми районами видовое разнообразие мхов всего о-ва Большевик беднее не только региональной флоры крупной территории, но и любой конкретной флоры даже в подзоне арктических тундр. Так, для архипелага Новосибирские острова известно 163 вида, а для о-ва Врангеля — 238 (Afonina, Czernyadjeva, 1995). В подзоне арктических тундр на западном Таймыре в устье р. Убойная в районе с довольно монотонным равнинным ландшафтом выявлено 159 видов (Kannukene, Matveyeva, 1996), что почти на 40 видов больше, чем в 7 районах на 3 различных геоморфологических поверхностях о-ва Большевик.

Таксономическое обеднение флоры мхов о-ва Большевик относительно тундровой зоны зафиксировано и на более высоких иерархических уровнях: в ней нет 6 семейств и 37 родов из известных 31 и 95 соответственно для всего п-ова Таймыр (Матвеева, 1998). В основном это таксоны, содержащие либо вообще редкие виды, либо виды, приуроченные к специфическим субстратам и/или южным районам тундровой зоны. Так, климатическими факторами можно объяснить отсутствие видов семейств *Climaciaceae* и *Rhytidiaceae*: северные границы ареалов единственных представителей обоих семейств — *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr и *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., проходят значительно южнее (Czernyadjeva, 2001; Матвеева, 1998; Степанова, 1986; Афонина, 2000). Виды семейств *Fissidentaceae* и *Funariaceae* в Арктике встречаются спорадично и довольно редко, а для представителей *Catoscopiaceae* и *Entodontaceae* необходимы карбонатные субстраты.

Репродуктивное состояние и формы роста. Специфика бриофлор полярных регионов обоих полушарий — значительное преобладание верхоплодных мхов над бокоплодными. Особенно ярко это проявляется во флоре мхов о-ва Кинг Джордж в Антарктиде, где это преобладание наибольшее — 5.1 : 1 (Ochyra, 1998). В Канадской Арктике на о-ве Аксель-Хейберг верхоплодных мхов больше бокоплодных в 3 раза (Kuc, 1973), в северной части о-ва Элсмир — в 2.4 (Brassard, 1971b), а на о-ве Большевик — в 2.8. Этим, вероятно, в значительной степени обусловлена общая разреженность растительности в полярных пустынях вообще и на о-ве Большевик в частности, поскольку сомкнутый покров формируют именно бокоплодные мхи.

Суровые климатические условия полярных пустынь препятствуют нормальному развитию и созреванию гаметангиев, а также процессу оплодотворения, что является причиной низкой половой репродуктивности, в том числе ограниченного спороношения. В полярных регионах обоих полушарий большинство спороносящих мхов представлено однодомными видами верхоплодных мхов (Holmen, 1960; Schofield, 1972). Редкое образование спорогонов у двудомных мхов связано с пространственным разделением мужских и женских растений, а также нарушением баланса в развитии архегониев и антеридиев (последние развиваются реже) (Longton, 1988). Если в Новой Зеландии и на Британских островах, по данным R. E. Longton, доля спороносящих видов мхов во флоре составляет 80—90 %, то на антарктических островах и в Арктике в среднем — 30—40 %. На Ямале на долю спороносящих видов мхов приходится 53 % (Czernyadjeva, 2001), на Земле Пири (Гренландия) — 30.6 % (Holmen, 1960), в северной части о-ва Элсмир — 28 %, причем на побережье этого острова, в более суровых условиях, их число резко сокращается (Brassard, 1971a). На о-ве Большевик образование спорогонов отмечено только у 19 (в основном однодомных, за исключением *Polytrichastrum alpinum* и *Psilopilum cavifolium*) видов верхоплодных мхов, составляющих 15.8 % от всей флоры. В коллекции довольно много образцов, главным образом из родов *Bryum* и *Pohlia*, с недоразвитыми спорогонами, что значительно затруднило определение их до вида. У 7 видов (*Bryum cyclophyllum*, *Dichodontium pellucidum*, *Encalypta procera*, *Grimmia torquata*, *Pohlia andrewsii*, *P. beringiensis*, *P. drummondii*) отмечены специальные органы вегетативного размножения — выводковые почки, развивающиеся в пазухах листьев.

Одним из способов адаптации мхов к экстремальным условиям можно считать образование полусферических подушек некоторыми наиболее частыми и обильными видами. Самые крупные (до 50 см в диам. и 15 см выс.) подушки, одиночно или группами разбросанные на суглинистом грунте или среди камней, образует *Racomitrium lanuginosum*, более мелкие (*d* = 10—20 см, *h* = 5—10 см) — *Andreaea rupestris* var. *papillosa*, *Bryum cyclophyllum*, *Dicranoweisia crispula*, *Ditrichum flexicaule*, *Grimmia torquata*, *Hygrohypnum polare*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Schistidium papillosum* и *Racomitrium ericoides*. Это явление для Российской Арктики отмечалось ранее на мысе Челюскин (Благодатских и др., 1979). В Канадской Арктике, по крайней мере на о-ве Амунд Рингнес и плато островов Элсмир и Девон, по личным наблюдениям Н. В. Матвеевой, мхи подушек не образуют.

Интересные фитогеографические находки. На о-ве Большевик найдено несколько редких арктических видов, имеющих единичные местонахождения в Российской Арктике. К их числу относится *Arctoa andersonii* — вид, который в Российской Арктике указывается еще только для мыса Челюскин (Благодатских и др., 1979), а за ее пределами известный на Фарерских островах, о-ве Ян-Майен, севере Швеции и Норвегии, на Шпицбергене, в Гренландии и арктической части Северной Америки (Nyholm, 1987). Единичные находки в Российской Арктике имеет *Molendoa tenuinervis* — п-ов Ямал (Czernyadjeva, 2001), низовья р. Колымы (Степанова, 1986), Чукотка (неопубликованные данные авторов), о-в Октябрьской Революции (Афонина, 2002) и о-в Большевик. За пределами России вид встречается в горах Центральной Европы, на Шпицбергене, в Европейской Арктике и в арктической части Северной Америки (Frisvoll, Elvebakk, 1996). Редким является арктический циркумполярный вид—*Ceratodon heterophyllus*, который, согласно J. S. Burley и N. M. Pritchard (1990) (цит. по: Frisvoll, Elvebakk, 1996), известен еще и в Альпах. В Российской Арктике этот вид обнаружен на Земле Франца-Иосифа (Савич, 1936), Ямале (Czernyadjeva, 2001), Таймыре (Arnell, 1918) и в арктической Якутии (Степанова, 1986).

На юге острова была встречена *Pohlia beringiensis* — вид, недавно описанный с Аляски (Shaw, 1982). В настоящее время ареал его охватывает арктическую часть Азии (Czernyadjeva, 1999) и Северной Америки. К числу сравнительно недавно описанных видов, обнаруженных на острове, относится *Plagiothecium berggrenianum* (Frisvoll, 1981), который, как теперь установлено, имеет циркумполярное распространение. В Российской Арктике он встречается спорадически от п-ова Канина до Чукотки (Украинская, 1996), а за ее пределами — в Гренландии, арктической Канаде, на Аляске (Frisvoll, 1984; Frisvoll, Elvebakk, 1996). Недавняя находка *P. berggrenianum* в юго-восточной части Якутии (Ignatov et al., 2001) вносит коррективы в представление о его исключительном арктическом распространении.

Интересными являются находки редких арктических видов из рода *Schistidium* — это *S. andreaeopsis* с азиатско-американским распространением и *S. grandirete*, *S. holmenianum*, *S. platyphyllum* subsp. *abrupticostatum* с циркумполярным. Ареалы этих видов выявлены далеко не полно, и возможно, что при дальнейшем изучении их принадлежность к арктическому элементу будет пересмотрена. Единичные местонахождения в пределах Российской Арктики (о-в Большевик и о-в Врангеля) имеет арктомонтанный вид этого же рода — *S. frigidum*, описанный со Шпицбергена (Blom, 1996). Этот циркумполярный вид, согласно H. Blom, широко распространен на севере Европы, в Гренландии и Северной Америке. В России ареал вида не выявлен, он указывается только для Карелии, Мурманской и Иркутской областей. Очевидно, ревизия гербарных материалов данной систематической группы установит более широкое распространение *S. frigidum* и на территории России.

Находка на о-ве Большевик арктомонтанного вида *Hypnum holmenii* Ando, недавно описанного из арктической Канады (Ando, 1994), является самой северной точкой его ареала. Обнаружение на острове *Grimmia torquata*, рассеянно встречающегося в горных районах Арктики, частично закрывает разрыв в азиатской части его ареала и тем самым делает его распространение почти циркумполярным.

Определенный фитогеографический интерес представляет находка на острове двух биполярных видов. Это редкий вид *Sanionia georgico-uncinata*, который кроме о-ва Большевик в России обнаружен еще в Карелии и на о-ве Жохова (Hedenäs, 1989; Самарский и др., 1997). Второй вид — *Pterygoneurum ovatum* распространен в основном в районах с аридным климатом и очень редко заходит в Арктику, где кроме о-ва Большевик встречен на островах Врангеля (Афонина, 2000) и Батурст (Канадский арктический архипелаг) (Miller, Ireland, 1978).

У северной границы своих обширных полизональных ареалов находятся *Abietinella abietina*, *Dicranum majus*, *Meesia triquetra*, *Mnium blyttii* и *M. thomsonii*. Эти виды найдены на острове 1—2 раза и, как правило, в незначительной примеси в смешанных дерновинках, в то время как в тундровой зоне они вполне обычны. Крайне интересна находка *Sphagnum subsecundum*. Это — самое северное нахождение данного вида и вообще сфагновых мхов. Западную границу распространения на острове имеют 3 арктических вида с азиатско-американским распространением: *Pohlia beringiensis*, *Schistidium andreaeopsis* и *Tortella arctica*.

Географический анализ

Во флоре мхов о-ва Большевик виды с зональным арктическим ареалом (63) имеют небольшое превышение над видами с широким полизональным распространением (55). 2 вида — *Cynodontium* sp. и *Dicranella* sp. не отнесены к географическим элементам из-за невозможности идентификации до вида.

Арктический элемент объединяет 20 видов (16.7 % от флоры острова). Большинство арктических видов встречаются редко или очень редко, обычно в небольшом количестве в смешанных моховых дерновинках (*Bryum teres*, *Ceratodon heterophyllus*, *Plagiothecium berggrenianum*, *Pohlia beringiensis*, *P. schimperi*) или иногда образуют небольшие чистые дерновинки (*Aplodon wormskjoldii*, *Campylium arcticum*, *Drepanocladus brevifolius*, *Psilopilum cavifolium*). Только *Schistidium holmenianum* играет значимую ценотическую роль на приморской равнине в моховых полигональных сообществах с пятнами голого грунта.

Арктомонтанный элемент объединяет 43 вида (35.8 %). К нему относятся как наиболее активные виды, включая доминанты (*Aulacomnium turgidum*, *Bryum cyclophyllum*, *Dicranum elongatum*, *Orthothecium chryseon*, *Racomitrium ericoides*), так и встречающиеся спорадически, но образующие в подходящих для них условиях чистые крупные дерновинки (*Andreaea rupestris* var. *papillosa*, *Hygrohypnum polare*, *Hypnum bambergeri*, *Racomitrium fasciculare*, *R. panschii*, *Schistidium papillosum*). Относительно редко встречается на острове *Grimmia torquata*, но в бухте Солнечная на сыром шлейфе горы этот вид иногда образует сплошной покров (площадью до 4—5 м^2) с отдельными стебельками *Polytrichastrum alpinum*. Как примесь к другим мхам во многих растительных сообществах растет *Timmia austriaca*. Остальные виды встречаются спорадически (*Conostomum tetragonum*, *Philonotis tomentella*), редко (*Cirriphyllum cirrosum*, *Hypnum subimponens*) и очень редко (*Didymodon icmadophilus*, *Mnium thomsonii*, *Schistidium platyphyllum*) с небольшим обилием.

Голарктический элемент объединяет 13 видов (10.8 %), из которых наиболее активны и массовы *Oncophorus wahlenbergii* и *Tomentypnum nitens*, частый, но с небольшим обилием — *Dicranum spadiceum* и спорадически встречающийся *Oligotrichum hercynicum*. Остальные виды встречаются редко и очень редко в смешанных дерновинках (*Dichodontium pellucidum*, *Encalypta alpina*, *Mnium ambiguum*, *Myurella tenerrima*, *Oncophorus virens*, *Pogonatum dentatum*, *Tortula mucronifolia*). Только по 1 разу найдены *Dicranum majus* и *Pseudoleskeella nervosa*.

Комниоголарктическому элементу отнесены только 6 видов (5 %), из которых *Pogonatum urnigerum* — постоянный (хотя и с небольшим обилием) компонент растительности снежников, занимающих на острове большие пространства, *Orthotrichum speciosum* и *Philonotis fontana* встречаются спорадически и 3 вида (*Abietinella abietina*, *Eurhynchium pulchellum*, *Pseudocalliergon turgescens*) очень редки.

Биполярный элемент объединяет 35 видов (29.2 %), большинство из которых в Голарктике распространены повсеместно. К нему относятся частые и обильные виды, которые на острове растут в широком диапазоне экологических условий, среди них: *Bryum pseudotriquetrum*, *Dicranoweisia crispula*, *Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Hylocomium splendens*, *Pohlia cruda*, *Polytrichastrum alpinum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Sanionia uncinata*, *Warnstorfia sarmentosa* и др. Спорадически встречаются *Campylium stellatum*, *Limprichtia revolvens*, *Pohlia drummondii*, *Polytrichum strictum*, *Syntrichia ruralis*; редко и очень редко — *Isopterygiopsis pulchella*, *Pterygoneurum ovatum*, *Saelania glaucescens* и др. *Syntrichia ruralis* и *Pterygoneurum ovatum* обычно рассматриваются как аридные виды (Лазаренко, 1956; Бардунов, 1989), но если преимущественное распространение последнего вида связано со степными и пустынными регионами, то *Syntrichia ruralis* обычна во всех природных зонах северного полушария, в том числе и в Арктике. В данном случае мы, учитывая общее распространение видов, относим их к биполярному элементу. На этом же основании к данному элементу отнесены виды, которые в бриофлористических работах принято рассматривать как бореальные (*Bryum pseudotriquetrum*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *P. strictum*, *Sanionia uncinata*, *Sphagnum subsecundum*, *Warnstorfia exannulata*).

Высокая представленность биполярных видов во флоре мхов полярных пустынь, вероятно, связана с их хорошими адаптивными возможностями, а также с ослабленной конкуренцией со стороны сосудистых растений в связи с сильной разреженностью растительного покрова.

Космополитный элемент представлен единственным видом — *Ceratodon purpureus*. На острове это довольно редкий вид и отмечен без спорогонов, хотя обычно, в том числе и в тундровой зоне, он встречается часто и обильно спороносит.

По характеру долготного распространения флора мхов о-ва Большевик предельно однородна. 115 (95.8 %) видов имеют циркум ареалы: 60 (50 %) циркумполярные и 55 (45.8 %) циркумполизональные. К ним отнесены и такие редкие виды с дизъюнктивным распространением, как *Arctoa andersonii*, имеющая всего 2 находки в Российской Арктике именно в таймыро-североземельском секторе; *Molendoa tenuinervis*, известная в России только в арктической Сибири и на Чукотке; биполярный вид *Pterygoneurum ovatum*, очень редко заходящий в Арктику.

Только 3 вида имеют более узкое азиатско-американское распространение. Это арктические виды *Pohlia beringiensis*, *Schistidium andreaeopsis*, *Tortella arctica*. Таким образом, флора мхов полярных пустынь о-ва Большевик характеризуется преобладанием в ее составе видов с циркум ареалами.

Заключение

Флора мхов о-ва Большевик, в которой выявлены 120 видов, относящихся к 25 семействам и 68 родам, самая богатая среди региональных флор полярных пустынь. По уровню видового богатства она сравнима с флорами Земли Франца-Иосифа (113) и о-ва Октябрьской Революции (104). В пределах зоны пустынь величину около 100 видов, вероятно, можно считать типичной для моховых флор крупных островов и архипелагов с хорошо развитым ландшафтом. Однако, несмотря на высокое богатство, бриофлора о-ва Большевик не исчерпывает всего разнообразия видов мхов этой зоны.

Даже на ближайшем о-ве Октябрьской Революции имеется 30 видов, не найденных на о-ве Большевик, на котором в свою очередь зарегистрировано 43 вида, отсутствующих на первом острове. Обобщение сведений о флоре мхов полярных пустынь Российской Арктики и их анализ — дело ближайшего будущего. Пока отметим, что, по нашим предварительным данным, флора мхов о-ва Большевик составляет 75 % таковой всего архипелага Северная Земля и около 65 % флоры всей зоны полярных пустынь.

По сравнению с более южными тундровыми районами флора мхов острова заметно обеднена. Оценивать изменения в богатстве, составе и структуре флоры мхов о-ва Большевик наиболее логично, сравнивая ее с флорой Таймыра — ближайшей материковой территорией, естественным геоморфологическим продолжением которой является архипелаг Северная Земля. Именно в данном секторе Арктики непрерывный зонально-широтный градиент выражен наиболее полно, и для него имеется информация о флоре мхов для всех подзон тундр. Сравнение этих флор со всей очевидностью показывает, что зональная граница между тундрами и полярными пустынями является серьезным рубежом в распространении большого числа видов мхов, что приводит к значительному обеднению состава таксонов всех уровней таксономической иерархии. Число видов на о-ве Большевик площадью более 10 000 км^2 в 1.5—1.7 раза меньше, чем в любой конкретной флоре на площади в 100 км^2 в тундровой зоне Таймыра.

Уменьшение числа видов в семействах и родах относительно тундровой зоны во флоре острова происходит по-разному, что приводит к изменению состава и соотношения ведущих родов и семейств. Наиболее резкое сокращение числа видов отмечено в сем. *Sphagnaceae*, представленном на острове только одним (*Sphagnum subsecundum*) из 20 известных для Таймыра видов. Сильно обеднены семейства *Amblystegiaceae* и *Mniaceae*, в которых число видов в 3—4 раза меньше по сравнению с флорой Таймыра; в 1.5—2 раза меньше видов в семействах *Bryaceae*, *Dicranaceae*, *Hypnaceae*, *Pottiaceae*. В других семействах обеднение слабое (*Bartramiaceae*, *Brachytheciaceae*, *Ditrichaceae*) или вообще не выражено (*Grimmiaceae* и *Polytrichaceae*). Аналогичные изменения зафиксированы и в группе ведущих родов, важнейшие из которых — отсутствие в ней рода *Sphagnum* и первая позиция рода *Pohlia*. В других родах (*Bryum*, *Dicranum*, *Drepanocladus*, *Hypnum*) число видов уменьшается примерно в 2 раза по сравнению с флорой Таймыра и практически не меняется у родов *Polytrichum*, *Racomitrium*, *Schistidium*.

Эти трансформации во флоре мхов на маргинальном отрезке зонально-широтного градиента подтверждают высказанный ранее тезис (Чернов, Матвеева, 1983; Матвеева, 1998) в отношении арктической флоры сосудистых растений, что обеднение флоры состоит не только и не столько в равномерном снижении общего видового богатства, сколько в выпадении одних таксонов при относительном процветании других. В этом проявляется относительная экологическая целостность крупных таксонов, что впервые было показано с привлечением данных по самым разным группам организмов в работах Ю. И. Чернова (1984, 1988).

По числу видов флора мхов о-ва Большевик вдвое богаче флоры сосудистых растений (64 вида — Сафронова, 1993) и флоры печеночников (52 вида — Potemkin, 2000) и более чем в 2 раза беднее флоры напочвенных лишайников (около 270 видов — неопубликованные данные М. П. Журбенко, любезно предоставленные автором). Такие величины таксономического богатства дают следующие пропорции между рассматриваемыми группами (цветковые/мхи/печеночники/напочвенные лишайники): 1.2/2.3/1/5.2.

На о-ве Большевик ярко проявляется одна из адаптаций мхов к жизни в холодных климатических условиях — образование полусферических подушек разного размера, одиночно или группами разбросанных на суглинистом грунте или среди камней, что во многом определяет структуру растительного покрова. Одно из возможных объяснений тому, что это явление, характерное для полярных пустынь Российской Арктики, не проявляется в наиболее высоких широтах в Канадском арктическом архипелаге — бóльшая влажность воздуха в океаническом климате евразиатского сектора Арктики, где полярные пустыни представлены на островах, значительно удаленных друг от друга, в то время как в Канадском секторе благодаря Гренландскому щиту и более тесному расположению островов, разделенных узкими проливами, меньше осадков и больше общая континентальность климата. Может быть, одной из причин общей разреженности растительного покрова полярных пустынь о-ва Большевик является значительное (в 2.8 раза) преобладание во флоре верхоплодных мхов над бокоплодными; именно последние обычно формируют сплошные моховые дерновины.

Во флоре о-ва Большевик примерно в равном количестве представлены виды с зональным арктическим ареалом и виды с широким распространением в Голарктике и в южном полушарии. Это — специфическая черта флоры споровых растений в высоких широтах в отличие от сосудистых, у которых в полярных пустынях остаются только арктические и арктомонтанные виды. Особенностью флоры мхов полярных пустынь является относительно высокая доля в ней биполярных видов (35 видов или 29.2 % от всей флоры). В тундровой зоне Таймыра их около 16 %, а в бореальной зоне еще меньше, например, во флоре Ленинградской области — 8.5 % (Курбатова, 2002). Флора мхов полярных пустынь гомогенна по составу долготных элементов, поскольку в ней абсолютно преобладают виды с циркум ареалами (циркумполярными в пределах Арктики), и только 3 вида пока имеют более узкое азиатско-американское распространение.

В результате анализа флоры мхов о-ва Большевик выявлен ряд уникальных особенностей, которые присущи, вероятно, только бриофлорам полярных пустынь.

Благодарности

Авторы выражают свою искреннюю признательность руководству Северо-Земельской партии ЦАГРЭ (Норильск): А. Г. Листкову, В. А. Ишкову, А. Н. Островерхову, Ю. А. Страхову и многим другим геологам и рабочим партии, благодаря поддержке которых стало возможным проведение полевых исследований на о-ве Большевик. Мы благодарны своим коллегам по экспедиции О. Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН, Москва) и Л. Л. Заноха (БИН РАН, С.-Петербург) за совместную работу и взаимный интерес, а также K. I. Flatberg (Норвегия) за помощь и консультации по определению сфагнового мха.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 00-04-49439 и 03-04-49400), Совета по поддержке ведущих научных школ (рук. академик РАН Ю. И. Чернов) и программы «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Абрамова А. Л. К бриофлоре острова Беннетта (Новосибирские острова) // Новости сист. низш. раст. Л., 1992. Т. 28. С. 134—139.

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 715 с.

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.

Андреев М. П., Афонина О. М., Потемкин А. Д. Мохообразные и лишайники островов Комсомолец и Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 69—79.

Афонина О. М. К флоре листостебельных мхов острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Новости сист. низш. раст. СПб., 1999. Т. 33. С. 171—179.

Афонина О. М. Мохообразные // Мохообразные и лишайники заповедника «Остров Врангеля» // Флора и фауна заповедников. М., 2000. Вып. 88. С. 6—46.

Афонина О. М. К флоре мхов архипелага Северная Земля // Новости сист. низш. раст. СПб., 2002. Т. 36. С. 203—210.

Афонина О. М. Дополнения к флоре мхов мыса Челюскин (полуостров Таймыр) // Новости сист. низш. раст. СПб., 2003. Т. 37.

Афонина О. М., Чернядьева И. В. Итоги изучения флоры листостебельных мхов Русской Арктики // Новости сист. низш. раст. СПб., 1996. Т. 31. С. 151—167.

Бардунов Л. В. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск, 1974. 107 с.

Бардунов Л. В. Аридные виды во флоре мхов Южной Сибири // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 30—36.

Бардунов Л. В., Маматкулов У. К. Географо-генетические элементы бриофлоры СССР // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы. Конф., посвящ. 90-летию со дня рождения А. С. Лазаренко (10—12 сентября 1991 г.). Львов, 1991. С. 23—26.

Благодатских Л. С. Листостебельные мхи района Таймырского стационара (Западный Таймыр) // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973. Вып. 2. С. 107—119.

Благодатских Л. С. Флористические и эколого-ценотические особенности бриофлоры Таймырского стационара // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 9. С. 1247—1282.

Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 54—60.

Большиянов Д. Ю., Макеев В. М. Архипелаг Северная Земля. Оледенение, история развития природной среды. СПб., 1995. 216 с.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников. Л., 1983. 248 с.

Городков К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Л., 1984. С. 3—20.

Каннукене Л. Р., Матвеева Н. В. Листостебельные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, Западный Таймыр) // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 89—100.

Короткевич Е. С. Растительность Северной Земли // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 5. С. 644—663.

Короткевич Е. С. Полярные пустыни. Л., 1972. 420 с.

Курбатова Л. Е. Листостебельные мхи Ленинградской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2002. 22 с.

Лазаренко А. С. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радяньского Далекого Сходу // Укр. бот. журн. 1956. Т. 13. № 1. С. 31—40.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. СПб., 1988. Вып. 21. 220 с.

Савич Л. И. Мхи архипелага Земля Франца-Иосифа, Северной Земли и о-ва Визе, собранные В. П. Савичем во время полярной экспедиции 1930 г. на ледоколе «Г. Седов» // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1936. Сер. 2. Споровые растения. Вып. 3. С. 505—578.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., 1970. 824 с.

Самарский М. А., Соколова М. В., Журбенко М. П., Афонина О. М. О флоре и растительности острова Жохова (Новосибирские острова) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 62—70.

Сафронова И. Н. О флоре острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 79—84.

Степанова Н. А. Конспект флоры мхов тундр Якутии. Якутск, 1986. 120 с.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. I // Тр. Полярной Комиссии АН СССР. 1932. Вып. 8. 126 с.

Украинская Г. Я. Plagiothecium berggrenianum (*Plagiotheciaceae, Musci*) в России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 2. С. 87—91.

Ходачек Е. А. Основные растительные сообщества западной части острова Октябрьской Революции (Северная Земля) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1628—1638.

Чернов Ю. И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами разных таксонов // Фауногенез и филоценогенез. М., 1984. С. 154—174.

Чернов Ю. И. Филогенетический уровень и географическое распространение таксонов // Зоол. журн. 1988. Т. 67. № 10. С. 1445—1458.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Таксономический состав арктической флоры и адаптации растений к условиям тундровой зоны // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 2. С. 187—200.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Усп. соврем. биол. 2002. Т. 122. № 1. С. 26—45.

Чернядьева И. В. К бриофлоре архипелага Земля Франца-Иосифа // Новости сист. низш. раст. СПб., 1992. Т. 28. С. 156—161.

Шляков Р. Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск, 1961. 249 с.

Шляков Р. Н., Константинова Н. А. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты, 1982. 228 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики: Учебное пособие по спецкурсу. Пермь, 1991. 80 с.

Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. Mosses of the Russian Arctic: check-list and bibliography // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 99—142.

Ando H. A revision of *Hypnum aemulans* Limpr., with records of a new species *H. holmenii* (Sect. *Hamulosa*) from northern North America, Greenland and Finland // Hikobia. 1994. Vol. 11. P. 363—370.

Andreev M. P., Kotlov Yu. V., Makarova I. I. Check-list of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Arnell H. W. Die Moose der Vega-Expedition // Ark. Bot. 1917. Bd 15. N 5. S. 1—111.

Bellolio-Trucco G., Ireland R. R. A taxonomic study of moss genus *Dicranum* (*Dicranaceae*) in Ontario and Quebec // Can. J. Bot. 1990. Vol. 93. P. 867—909.

Berdnarek-Ochyra H. The genus *Racomitrium* (*Musci, Grimmiaceae*) in Poland: taxonomy, ecology and phytogeography // Fragm. Flor. Geobot. 1995. Ser. Polonica. Ann. 2. 307 p.

Blom H. H. A revision of the *Schistidium apocarpum* complex in Norway and Sweden // Bryophytorum Bibliotheca. 1996. Bd 49. 333 p.

Blom H. H. Schistidium // Ed. by E. Nyholm. Illustrated flora of Nordic mosses. Fasc. 4. *Aulacomniaceae-Meesiaceae-Catoscopiaceae-Bartramiaceae-Timmiaceae-Encalyptaceae-Grimmiaceae-Ptychomitriaceae-Hedwigiaceae-Orthotrichaceae.* 1998. Nord. Bryol. Soc., Copenhagen-Lund. P. 287—330.

Brassard G. B. The mosses of northern Ellesmere Island, Arctic Canada. I. Ecology and phytogeography, with an analysis for the Queen Elizabeth Islands // Bryologist. 1971a. Vol. 74. N 3. P. 233—281.

Brassard G. B. The mosses of northern Ellesmere Island, Arctic Canada. II. Annotated list of the taxa // Bryologist. 1971b. Vol. 74. N 3. P. 282—311.

Brassard G. B. The mosses of Northern Ellesmere Island, Arctic Canada. III. New or additional records // Bryologist. 1976. Vol. 79. N 4. P. 480—487.

Brassard G. B. The moss genus *Timmia.* 2. Sect. *Timmiaurea* // Lindbergia. 1980. Vol. 6. P. 129—136.

Brummitt R. K., Powell C. E. Authors of plant names. Kew, 1992. 732 p.

Czernyadjeva I. V. On the distribution of propaguliferous species of *Pohlia* (*Bryaceae, Musci*) in Russia // Arctoa. 1999. Vol. 8. P. 51—56.

Czernyadjeva I. V. Moss flora of Yamal Peninsula (West Siberia Arctic) // Arctoa. 2001. Vol. 10. P. 121—150.

Frisvoll A. A. Fifteen bryophytes new to Svalbard, including notes on some rare or interesting species // Lindbergia. 1981. Vol. 7. P. 91—102.

Frisvoll A. A. A taxonomic revision of the *Racomitrium canescens* group (*Bryophyta, Grimmiales*) // Gunneria. 1983. Vol. 41. 181 p.

Frisvoll A. A. The distribution of *Plagiothecium berggrenianum* Frisv. // Bryologist. 1984. Vol. 87. N 2. P. 167.

Frisvoll A. A. The status of *Schistidium andreaeopsis*, with notes on the Krause collection from the Chuckotka Peninsula // Bryologist. 1986. Vol. 89. N 4. P. 276—278.

Frisvoll A. A. A taxonomic revision of the *Racomitrium heterostichum* group (*Bryophyta, Grimmiales*) in N. and C. America, N. Africa, Europe and Asia // Gunneria. 1988. Vol. 59. 289 p.

Frisvoll A. A., Elvebakk A. Part 2. *Bryophytes* // Ed. by A. Elvebakk, P. Prestrud. A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Norsk Polarinstitutt Skifter. 1996. Vol. 198. P. 57—172.

Hedenäs L. The genus *Sanionia* (*Musci*) in Northwestern Europe, a taxonomic revision // Ann. Bot. Fennici. 1989. Vol. 26. P. 399—419.

Hedenäs L. The genus *Pseudocalliergon* (*Musci*) in northern Europe // Lindbergia. 1990. Vol. 16. P. 80—99.

Hedenäs L. A generic revision of the *Warnstorfia-Calliergon* group // J. Bryol. 1993. Vol. 17. P. 447—479.

Hedenäs L. A partial generic revision of *Campylium* (*Musci*) // Bryologist. 1997. Vol. 100. N 1. P. 65—88.

Holmen K. The mosses of Peary Land, North Greenland // Meddel. Grønland. 1960. Bd 163. N 2. P. 1—96.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. Vol. 1—2. 1992. P. 1—85.

Ignatov M. S., Ivanova E. I., Ignatova E. A., Krivoschapkin K. K. On the moss flora of Ust-Maya District (Yakutia) // Arctoa. 2001. Vol. 10. P. 165—184.

Kannukene L., Matveyeva N. Mosses from the arctic tundra of the Taimyr Peninsula, Siberia // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. 1996. Vol. 45. N 1/2. P. 51—67.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D. Liverworts of the Russian Arctic: an annotated checklist and bibliography // Arctoa. 1996. Vol. 6. P. 125—150.

Kuc M. Flora of mosses and their distribution on the north coast of Hornsund (S. W. — Svalbard) // Fragm. Flor. Geobot. 1963. Ann. 9. P. 291—365.

Kuc M. Bryogeography of Expedition area, Axel Heiberg Island, N. W. T., Canada // Bryophytorum Bibliotheca. 1973. Bd 2. 120 p.

Longton R. E. Biology of polar bryophytes and lichens. Cambridge Univ. Press. 1988. 391 p.

Loeske L. Drepanocladus, eine biologische Mischgattung // Hedwigia. 1907. Bd 46. S. 300—321.

Miller N. G., Ireland R. R. A floristic account of the bryophytes of Bathurst Island, Arctic Canada // Occas. Pap. Farlow Herb. Harvard Univ. 1978. Vol. 13. P. 1—38.

Nyholm E. Illustrated flora of Nordic mosses. Fasc. 1. *Fissidentaceae—Seligeriaceae* // Nord. Bryol. Soc. 1987. P. 1—72.

Ochyra R. The moss flora of King George Island, Antarctica. Cracow, 1998. 279 p.

Ochyra R., Afonina O. M. The taxonomic position and geographical distribution of *Grimmia andreaeopsis* C. Muell. (*Grimmiaceae, Musci*) // Polish Polar Research. 1986. Vol. 7. N 3. P. 319—332.

Odasz A. M. Bryophyte vegetation and habitat gradients in the Tikhaia Bay region, Hooker Island, Franz Josef Land, Arctic Russia // Bryologist. 1996. Vol. 99. N 4. P. 407—415.

Potemkin A. D. An updated list of liverworts of the Severnaya Zemlya Archipelago (East Siberian High Arctic), with description of new species, *Scapania matveyevae* // Arctoa. 2000. Vol. 9. P. 95—100.

Saito K. A monograph of Japanense *Pottiaceae* (*Musci*) // J. Hattori Bot. Lab. 1975. N 39. P. 373—537.

Schofield W. B. Bryology in Arctic and boreal North America and Greenland // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. P. 1111—1133.

Sekretareva N. A. The vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories. Pensoft, Sofia—Moscow, 1999. 160 p.

Shaw A. J. Pohlia Hedw. (*Musci*) in North and Central America and the West Indies // Contr. Univ. Michigan Herb., 1982. Vol. 15. P. 219—295.

Steere W. C. The mosses of Arctic Alaska // Bryophytorum Bibliotheca. 1978. Bd 14. J. Cramer. 508 p.

Tuomikoski R., Koponen T. On the generic taxonomy of *Calliergon* and *Drepanocladus* (*Musci, Amblystegiaceae*) // Ann. Bot. Fennici. 1979. Vol. 16. P. 213—227.

Zander R. H. The tribe *Pleuroweisiaceae* (*Pottiaceae, Musci*) in Middle America // Bryologist. 1977. Vol. 80. N 2. P. 233—269.

Zander R. H. Genera of the *Pottiaceae*: mosses of harsh environments // Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci. 1993. Vol. 32. P. i-vi, 1—378.

SUMMARY

120 species belonging to 25 families and 68 genera comprise the moss flora of the Bolshevik Isl. (Severnaya Zemlya Archipelago) situated in the southern part of the polar desert zone. Six species (*Ceratodon heterophyllus*, *Cinclidium arcticum*, *Dicranum acutifolium*, *Molendoa tenuinervis*, *Schistidium frigidum* and *Sphagnum subsecundum*) are new as compared to 3 previous publications. It is the richest flora among the known moss floras in the polar desert zone in circumpolar scale. It can be compared with the moss flora of another large island of the same archipelago (Oktyabrskoy Revolutsii Isl.), that contains 104 species, and Franz-Joseph Land with 113 species. All around the polar desert zone, the number of about 100 species can be considered as rather typical of the moss floras of large islands and archipelagos with well developed landscapes. Absolutely predominant are species with circumpolar distribution within the Arctic, which total 95 % and are represented almost equally by species with zonal arctic distribution (52.5 %) from one hand and widely spread (polyzonal) ones (45.8 %) from the other, including 35 bipolar species. The regional moss flora of Bolshevik Isl. is considerably poorer compared to those within the tundra zone of Taimyr Peninsula: a number of families and genera are lacking, their mean species richness is lower, and the total number of species for the whole island with the area of more than 10 000 km^2 is 1.5—1.7 times less than in any local flora on the area about 100 km^2. The only sphagnum species (*Sphagnum subsecundum*) of 20 known for Taimyr was found in the very southern part of the island.

УДК 56.017.2; 581.9:582.736

© Л. Ю. Буданцев

РОЛЬ БОБОВЫХ (*LEGUMINOSAE* s. l.) В ИСТОРИИ РАННЕПАЛЕОГЕНОВОЙ ФЛОРЫ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

L. Yu. BUDANTSEV. THE ROLE OF LEGUMES (*LEGUMINOSAE* s. l.) IN THE HISTORY OF EARLY PALEOGENE FLORA ON THE NORTH-EASTERN ASIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.04.2003

Внезапное появление группы разнообразных бобовых в среднеэоценовой субтропической флоре чемурнаутского типа на Западной Камчатке позволило оценить их роль в палеофлорогенезе на северо-востоке Азии. Кратко рассмотрена история развития западнокамчатской палеофлоры, в которой бобовые играли заметную, но кратковременную роль. Появление бобовых на Камчатке было следствием широкой миграции термофильных растений из юго-западных и южных районов Северной Америки в эпоху палеогенового климатического оптимума. Их представители не встречены ни в предшествующей флоре паланского типа, ни в последующей — иргирнинского типа. Описаны основные морфотипы плодов и листьев (листочков) бобовых из среднеэоценовых отложений Западной Камчатки.

Ключевые слова: Западная Камчатка, бобовые, палеоген, морфотип, тафофлора, флорогенез, миграция.

Бобовые в современной флоре являются одной из наиболее многочисленных, разнообразных по жизненным формам и широко распространенных групп цветковых растений. Сем. *Leguminosae* (*Fabaceae*) подразделяется на 3 подсемейства: *Cesalpinioideae*, *Mimosoideae* и *Faboideae* (Яковлев, 1991). В отличие от многих других таксонов, начало эволюции которых проследить весьма трудно, палеонтологическая история бобовых имеет более или менее отчетливые и документированные нижние возрастные рубежи, а также вероятные области первичного расселения.

Наиболее древние находки остатков бобовых в виде пыльцы и древесины относятся к позднему мелу. Из турон-сантонских отложений Северного Судана описана древесина типа *Cassia* s. l. Пыльца бобовых типа *Syndora* известна из маастрихтских слоев в Сибири, Канаде, Колумбии. Эти находки, однако, не вполне достоверны. В палеоцене остатки бобовых более информативны. Пыльца типа *Crudia* (*Caesalpinioideae*) обнаружена в Нигерии, пыльца и древесина «цезальпиниоидного» типа описана из Мали. Хорошо сохранившиеся плоды найдены в палеоценовых отложениях на юге Англии; они принадлежали, вполне вероятно, представителям групп *Detarieae* и *Caesalpinieae*. В штате Техас (США) в палеоцене известна пыльца типа *Maniltoa*, *Elithabetha*, *Peltogyne* (*Caesalpinioideae*). В раннем эоцене на юго-востоке Северной Америки собраны цветки, плоды и листья (листочки), уже определенно относящиеся к таксонам из подсемейств цезальпиниевых, мимозовых и мотыльковых. Известны немногие остатки, возможно относящиеся к бобовым, в раннем палеоцене Индии. В позднем палеоцене (раннем—среднем эоцене?) индийские находки плодов уже определенно указывают на присутствие в палеофлоре бобовых, сближаемых с современными родами *Desmodium*, *Derris*, *Millettia*, *Pongamia*, *Albizia* (Awasthi, 1992). Автор указанного исследования обратил внимание на внезапное одновременное появление бобовых в палеофлоре Индии в конце палеоцена—раннем эоцене. Бобовые входили в состав богатых тропических лесных комплексов. Современные индийские бобовые насчитывают 1150 видов из 167 родов.

В китайских палеогеновых флорах бобовые занимали скромное место: до сих пор известно не более 5—6 морфотипов, сравнимых с современными родами *Acacia*, *Compylotropis*, *Cassia*, *Lespedeza*. В третичной флоре Китая в целом остатки бобовых принадлежат всего 38 видам из 21 рода (Guo, Zhou, 1992); в современной флоре Китая бобовые представлены более 1000 видами из 120 родов.

Расцвет бобовых определенно приходится на средний эоцен («The current fossil record of the *Leguminosae* suggests that extensive diversification took place by middle Eocene» — Herendeen et al., 1992). Наиболее полно и разнообразно в таксономическом и морфотипическом отношениях представлены комплексы бобовых в среднеэоценовых флорах на юго-востоке США. Здесь обильные и прекрасно сохранившиеся остатки цветков, плодов и листьев (листочков) бобовых собраны в отложениях среднеэоценовой свиты Клэйборн (Claiborne Formation), распространенных вдоль восточной стороны бассейна р. Миссисипи, захватывая штаты Кентукки, Теннесси, северной части Миссисипи. С глинистой толщей речных и озерных осадков связаны находки богатейших и разнообразных комплексов, преимущественно тропических растений. Они описаны в первой половине XX в. в нескольких крупных монографиях известного палеоботаника Эдварда Берри (E. W. Berry) и в более поздний период многими другими американскими учеными. Отсюда известны, помимо бобовых, представители семейств *Podocarpaceae*, *Magnoliaceae*, *Lauraceae*, *Annonaceae*, *Moraceae*, *Hamamelidaceae*, *Fagaceae*, *Juglandaceae*, *Myrtaceae*, *Theaceae*, *Anacardiaceae*, *Nyssaceae*, *Sapotaceae*, *Rhamnaceae*, *Arecaceae* и многие другие. Для бобовых описано 20 морфотипов плодов и 22 — листьев и листочков.

Ископаемые американские бобовые более или менее определенно сближаются с видами современных родов *Erithrophleum*, *Gymnocladus*, *Phyllocarpus*, *Acrocarpus*, *Caesalpinia*, *Senna*, *Crudia*, *Stemonocoleus* (*Caesalpinioideae*), *Swartzia*, *Ormosia*, *Cladrastis*, *Sophora*, *Machaerium* (*Papilionoideae*). Значительная по числу остатков группа американских бобовых осталась, к сожалению, пока таксономически не определенной (Herendeen et al., 1992).

Многие ископаемые бобовые на юго-востоке Северной Америки имеют определенные генетические связи с таксонами современных бобовых из Южной Америки, что указывает на давние, с позднего мела процессы быстрой диверсификации и расселения бобовых на стыке двух континентов.

Благодаря удовлетворительной «узнаваемости» по остаткам листьев, листочков и плодов среди массы других растительных остатков бобовые являются индикаторами определенного типа палеофлор, связанного с их геологическим возрастом и со своеобразными природно-климатическими условиями существования. Их одновременное появление в палеофлорах географически весьма удаленных регионов говорит, скорее всего, о синхронности этапов развития этих палеофлор и близком геологическом возрасте соответствующих «флороносных» отложений. Это важно учитывать при решении практических вопросов геохронологии континентальных толщ. Безусловная связь разнообразных древовидных бобовых с термофильными палеофлорами указывает на характер палеоклимата в областях их массового распространения.

В среднем эоцене весьма разнообразная группа бобовых «внезапно» появляется в 2 регионах России — в Зее-Буреинской впадине Приамурья и на Западной Камчатке.

В Зее-Буреинской впадине в составе богатого и разнообразного теплоумеренного райчихинского комплекса описаны хорошо сохранившиеся остатки листьев, листочков и плодов, имеющих определенное сходство с таковыми у современных видов родов *Gymnocladus*, *Wisteria*, *Millettia*, *Robinia*, *Cercis* (Федотов, 1980). В предшествующей палеоценовой кивдинской тафофлоре этого района бобовые пока не найдены.

В раннем палеогене на западе Камчатки известно 3 крупных флористических комплекса: паланский (поздний палеоцен — ранний эоцен), чемурнаутский (средний эоцен) и иргирнинский (поздний эоцен).

Тафофлора паланского типа приурочена к основанию палеогенового разреза, наиболее подробно изученного в Тигильском и Паланском районах Западной Камчатки. Стратиграфия базальных отложений здесь была заложена в 1930-е годы геологами ВНИГРИ (Ленинград): Б. Ф. Дьяковым, И. Б. Плешаковым, Н. М. Маркиным. Дальнейшие исследования подтвердили принципиальную схему стратиграфии палеогена указанных районов, уточнили вещественный состав пород и геологический возраст ее подразделений (Григоренко и др., 1978). В низах разреза залегают конгломераты и песчано-глинистые толщи хулгунской и напанской свит верхнего палеоцена — нижнего эоцена, охарактеризованные флористическими комплексами паланского типа.

Паланская тафофлора включает в себя около 80 видов, преимущественно древесно-кустарниковых растений из семейств *Ginkgoaceae*, *Taxodiaceae*, *Magnoliaceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Hamamelidaceae*, *Platanaceae*, *Ulmaceae*, *Betulaceae*, *Juglandaceae*, *Salicaceae*, *Aceraceae*, *Cornaceae*, *Vitaceae*, *Viburnaceae* и некоторых других. Корнями эта флора связана с позднемеловыми и раннепалеоценовыми флорами древнеарктического типа с характерными для последних видами родов *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Trochodendroides*, *Platanus*, *Hamamelites*, «*Viburnum*» в качестве доминантов; им принадлежит до 25 % от общего состава. Растительность паланского времени — хвойно-широколиственные лесные сообщества — занимала приморские низменности и склоны невысоких гор, обращенных к приохотскому бассейну. Климат этого времени был умеренно теплым, при среднегодовых температурах +10—12 °С, температуре наиболее холодного месяца +6 °С и продолжительностью вегетационного периода 7 мес в году (Буданцев, 1997, 1999). Как уже отмечалось, достоверных остатков бобовых здесь до сих пор практически не обнаружено, если не считать единственного листочка *Leguminosites palanensis* Budants. в слоях напанской свиты (Буданцев, 1983).

Следующая по времени тафофлора чемурнаутского типа связана с мощной толщей осадочных отложений чемурнаутской серии в составе морской геткилнинской, прибрежно-континентальных камчикской и ткаправаямской свит, широко развитых в Пенжинском р-не; две последние содержат обильные остатки вымерших растений. Сравнительный анализ флористических комплексов камчикской и ткаправаямской свит не позволил расчленить их по возрасту, что указывает, по моему мнению, на неделимость чемурнаутской флоры. По сравнению с флорой паланского типа, чемурнаутская, безусловно, является более молодой, сильно модифицированной по своему составу и хорошо надстраивает паланскую флору в среднем эоцене. В это время палеофлора претерпевает значительные изменения, связанные с заметным потеплением климата в период так называемого «палеогенового климатического оптимума». Среднегодовая температура достигала +15—16 °С, температура самого холодного месяца — +10—11 °С, продолжительность вегетационного периода около 9 мес в году. Среднеэоценовый чемурнаутский флористический комплекс носит явные черты термофильности. Во флоре еще сохраняется значительный по числу таксонов умеренно-теплый «паланский» элемент, но он дополняется многими, преимущественно теплолюбивыми видами растений, не известными ранее на северо-востоке Азии. Чемурнаутская флора отличается необыкновенным таксономическим разнообразием и богатством: в ее составе более 100 видов папоротников, голосеменных и цветковых растений. Тропические и субтропические, ныне вымершие виды родов *Lygodium*, *Magnolia*, *Lindera*, *Cinnamomum*, *Kydia*, *Dalechampia*, *Myrcia*, *Apocynophyllum*, *Cedrela*, *Sapindus*, *Bumelia*, пальма *Sabal* и другие входили в качественно новое ядро палеофлоры. Им принадлежит более 70 % от общего состава флоры. На этом фоне выделяется впервые появившаяся группа бобовых — не менее 7—10 морфотипов плодов и листьев (листочков), обнаруженных во всех местонахождениях чемурнаутских растений от бухты Чемурнаут на севере, до мыса Кинги на юге.

Несмотря на значительные трудности таксономической дифференциации бобовых по листьям и плодам, весьма вероятна принадлежность камчатских остатков вымершим видам родов *Caesalpinia*, *Gymnocladus* (*Caesalpinioideae*), *Ormosia*, *Swartzia*, *Cladrastis*, *Robinia*, *Sophora*, *Dalbergia* (*Faboideae*). В количественном отношении остатки бобовых — более 100 образцов плодов, листьев и листочков — занимают заметное место в коллекции чемурнаутских ископаемых растений.

Термофильное ядро чемурнаутской флоры, включая бобовые, продержалось сравнительно недолго. Уже в позднем эоцене состав камчатской палеофлоры снова резко изменяется, главным образом за счет почти полного исчезновения термофильных «экзотов» и восстановления умеренно-теплого характера флоры. Флористическая сукцессия была инициирована и происходила в наступивший период бурного вулканизма и постепенного похолодания климата. В низах разреза верхнеэоценовых отложений появляются мощные пачки крупно- и мелкообломочных вулканогенных пород так называемой кинкильской серии, постепенно сменяемых нормальными осадочными угленосными слоями иргирнинской свиты или замещаемых морскими отложениями ковачинской свиты. Иргирнинский флористический комплекс, сформировавшийся в это время, включает в себя более 70 видов высших растений, среди которых преобладают хвойные (13 видов) и преимущественно листопадные древесно-кустарниковые цветковые растения из родов *Magnolia*, *Nelumbo*, *Cercidiphyllum*, *Trochodendroides*, *Platanus*, *Ulmus*, *Broussonetia*, *Fagus*, *Quercus*, *Castanea*, *Alnus*, *Betula*, *Juglans*, *Actinidia*, *Acer*, *Nyssa*, *Alangium* и др. Заметно практически полное отсутствие бобовых — описан единственный листочек *Leguminosites* sp. Среднегодовая температура не превышала +7—9 °C, температура наиболее холодного месяца — от 0 до +5 °C, а продолжительность вегетационного периода — 5—6 мес в году (Буданцев, 1997).

Таким образом, появление в чемурнаутской тафофлоре разнообразных бобовых подтверждает вывод о среднеэоценовом возрасте флороносных отложений чемурнаутской серии (камчикская и ткаправаямская свиты), учитывая вероятную синхронность появления и достижения наибольшего таксономического разнообразия бобовых в разных регионах именно в этот отрезок времени. В применении к стратиграфии осадочных отложений палеогена, широко развитых на западе Камчатки, такой вывод представляется крайне важным, так как до сих пор вопрос о возрасте слоев чемурнаутской серии продолжает дискутироваться.

Так, в стратиграфической схеме западнокамчатского палеогена, разработанной А. Е. Шанцером и Ю. Б. Гладенковым при активном участии палеоботаника А. И. Челебаевой (Геологический институт РАН, Москва) и приведенной в книге «Нижний палеоген Западной Камчатки» (1997), отложения чемурнаутской серии рассматриваются в возрастных границах дания-танета (палеоцен), а слои хулгунской и напанской (сосопханской) свит с комплексами паланской тафофлоры целиком опущены на уровень дания. Если принять такую хронологию палеогенового осадконакопления, то нужно допустить, что расцвет группы бобовых приходится на палеоцен, а районом их ранней диверсификации являлся северо-восток Азии. Это решительно противоречит известным теперь данным по палеонтологической истории бобовых (Axelrod, 1992; Herendeen et al., 1992).

Безусловная связь чемурнаутской флоры с южными флорами Северной Америки, особенно с их группой бобовых, говорит в пользу гипотезы широкой флористической американо-азиатской миграции, связанной со значительным потеплением климата на северо-востоке Азии в среднем эоцене, и, как результат, с проникновением на восток Северной Азии таксонов американского происхождения, не известных здесь ранее, в том числе разнообразных бобовых (Буданцев, 1983, 1986, 1989).

Таким образом, кратковременное появление группы разнообразных бобовых на среднеэоценовом этапе палеоботанической истории Камчатки показывает их слабую роль в палеофлорогенезе на северо-востоке Азии в целом. Бобовые являются отчетливым индикатором наступления важной эпохи палеогенового климатического оптимума и связанной с ней широкой миграцией в Азию растений из южных и западных областей Северной Америки. История господства теплолюбивой флоры чемурнаутского типа закончилась на границе среднего—позднего эоцена почти полным вымиранием термофильного элемента, в том числе бобовых, и возвращением палеофлоры к мезофильно-умеренному типу.

Как уже указывалось, систематика ископаемых бобовых разработана крайне слабо. Попытки прямой идентификации ископаемых и современных таксонов в рамках общих видов во многих случаях представляются сомнительными. Особенно это касается определения ископаемых остатков плодов и листьев. Поэтому наиболее часто, начиная с середины XIX в., применяется искусственная морфотипическая классификация вымерших бобовых, в которой удобно остатки плодов относить к роду *Leguminocarpon* Goepp., а листовые остатки — к роду *Leguminosites* Brongn.

Ниже описаны остатки плодов *Leguminocarpon* sp. A—H и листьев (листочков) *Leguminosites* sp. A—G из среднеэоценовых отложений камчикской и ткаправаямской свит Западной Камчатки.

Leguminosae (*Fabaceae*) s. l.

Leguminocarpon Goepp.

Leguminocarpon sp. A
(табл. I, *4*; II, *5*)

1994. *Leguminosites* sp. Budantsev, The fossil flora of the Paleogene climatic optimum...: pl. 3, fig. 8.

Плоды лентовидные, слегка дуговидно изогнутые, многосемянные, 12.5—16.2 см дл., 1.3—2.7 см шир., носик короткий, заостренный. Поверхность створок поперечно-морщинистая.

Местонахождения и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1340а; мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1689, 1699, 1861, отпечатки почти целых плодов.

Ископаемые плоды похожих формы и размеров в американском палеогене сближены с таковыми у некоторых современных видов родов *Erythrophleum* и *Gymnocladus* (Herendeen, 1992).

Leguminocarpon sp. B
(табл. II, *2*—*4*)

Плоды крупные, 13—16 см дл., 3—4 см шир., в основании суженные, на верхушке закругленные, стенки боба кожистые, расположение семян внутри боба практически не просматривается на поверхности створок, скульптированных тонкой диагональной сеточкой жилок и бугорков.

Местонахождение и материал: мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1629, 1688, 1707, 1710, 1783а, отпечатки почти целых плодов.

По величине, форме и кожистой структуре створок эти бобы напоминают плоды современной *Gleditsia triacanthos* L.

Leguminocarpon sp. C
(табл. IV, *2*, *3*)

Плоды линейные, на тонких длинных плодоножках, около 10 см дл., до 1.0 см шир., с более или менее глубокими перетяжками, носик короткий, закругленный. На поверхности створок отчетливо просматриваются перегородки, указывающие на наличие в плоде 8—9 семян. Поверхность створок поперечно-морщинистая.

Местонахождение и материал: мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1657а, б, отпечатки почти полных плодов.

По внешней морфологии, наличию перегородок и перетяжек эти бобы напоминают плоды некоторых видов *Cercis* и *Robinia*, в частности *R. pseudoacacia* L. Похожие плоды из эоценовых отложений Yellowstone National Park в США R. Brown (1962) отнес к *Robinia wardii* (Knowlt.) R. W. Brown и также сравнил с плодами современной *R. pseudoacacia*.

Leguminocarpon sp. D
(табл. I, *5*, *6*)

1983. *Leguminosites* sp. 3. Буданцев, История арктической флоры...: табл. 52, фиг. 3.

1994. *Leguminosites* sp. Budantsev, The fossil flora of the Paleogene climatic optimum...: pl. 3, fig. 6.

Плод односемянный (?), бутылковидной формы, до 3 см дл., 1.4 см шир., окрыленный плацентарной сутурой. Поверхность створок диагонально-морщинистая.

Местонахождение и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1261а, б, отпечаток и противоотпечаток плода.

По форме плода описанный экземпляр проявляет заметное сходство с плодами некоторых современных видов *Ormosia*, а по окрыленным сутурам камчатский образец можно сблизить с плодами у видов *Cladrastis*.

Leguminocarpon sp. E
(табл. III, *3б*, *4*)

Плод односемянный, около 1.7 см дл., 1.0 см шир., плодоножка тонкая, чашечка не сохранилась, носик короткий, заостренный. Семя выпуклое, крупное округлое, около 0.8 см в поперечнике, смещено в переднюю часть боба. Поверхность створок скульптирована сеточкой с мелкими округлыми ячейками.

Местонахождение и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1212а, отпечаток плода.

В североамериканском палеогене односемянные бобы, сходные по форме и величине, рассматриваются в группе видов рода *Ormosia*, в частности с *O. williamsii* Rudd и *O. smithii* Rudd, изображенными в работе P. Herendeen (1992). Этого же типа плоды известны также у некоторых современных видов *Peltogyne*: *P. mexicana* Martinez, *P. floribunda* Pittier и др.

Leguminocarpon sp. F
(табл. III, *6*, *7*)

1983. *Leguminosites* sp. 2. Буданцев, История арктической флоры...: табл. 52, фиг. 4, 5.

1994. *Leguminosites* sp. Budantsev, The fossil flora of the Paleogene climatic optimum...: pl. 3, fig. 4, 5.

Плоды малосемянные, слабо дуговидные, неравномерно утолщенные, 3.5—4.0 см дл., 0.7 см шир. в наиболее утолщенной части, на конце боб сужается в узкое устье при схождении спинного и брюшного швов, хорошо видных на отпечатках. Число семян достигало 4—5. Поверхность створок слегка поперечно-морщинистая.

Местонахождение и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1223а—в, отпечатки почти целых плодов.

В группе американских палеогеновых бобовых весьма сходные формы сближены с плодами у современных представителей рода *Cladrastis*, в частности у *C. wilsonii* Takeda и рода *Maackia* — *M. amurensis* Rupr. et Maxim. (Herendeen, 1992). С другой стороны, некоторые европейские авторы склонны сближать плоды сходной морфологии с таковыми у некоторых современных видов *Dalbergia* (Hably, 1992).

Leguminocarpon sp. G
(табл. III, *5*)

1994. *Leguminosites* sp. Budantsev, The fossil flora of the Paleogene climatic optimum...: pl. 3, fig. 7.

Плоды мелкие, ланцетовидные, односемянные (?), 2.5—3.0 см дл., до 1.2 см шир. в средней части, поверхность створок продольно-ребристая.

Местонахождения и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1337; бухта Чемурнаут, колл. 960-10, обр. 1412, отпечатки плодов.

Среди известных находок ископаемых бобовых такой морфотип пока не обнаружен.

Leguminocarpon sp. H
(табл. IV, *1*)

Плод плоский, почти одинаково выпуклый с брюшной и спинной сторон, около 7 см дл., 1.5 см шир. в средней части. В основании постепенно суженный, острый, чашечка не сохранилась, на верхушке круто закругленный, носик короткий, заостренный. Благодаря сильному обугливанию поверхности створок, ее скульптуру различить не удается, как и вероятное число семян.

Местонахождение и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1335, отпечаток плода.

Недостаточно полная сохранность плода, отличающегося от других описанных плодов по форме и размерам, не позволяет пока составить мнение о его возможной систематической принадлежности.

Leguminosites Brongn.

Leguminosites sp. A
(табл. I, *1—3*)

1994. cf. *Robinia* sp. Budantsev, The fossil flora of the Paleogene climatic optimum...: pl. 3, fig. 1.

Листья непарно-перистосложные, листочков более 10 пар, расположенных супротивно, прикрепленных к рахису коротенькими черешками. Листочки эллиптические, в основании не всегда слабо асимметричные, более или менее округло-клиновидные, на верхушке закругленные или закругленно-приостренные, иногда с коротким остевидным окончанием, по краю цельные. Длина листочков колеблется от 1.8 до 3.1 см, ширина — 0.7—1.6 см. Жилкование перистое, срединная жилка отчетливая, проходит в верхушку листочка, боковые жилки очень тонкие, плохо различимые на отпечатках, отходят от центральной жилки на разных расстояниях, соединяются широкими петлями и сливаются с сетью жилок следующих порядков.

Местонахождения и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1182, 1334а, 1346; мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1612, 1618, 1619, 1623, 1627, 1721, 1741, 1769, 1821, 1822, 1835, 1855, листья и отдельные листочки.

Эоценовые находки листочков этого типа в американских флорах сближаются с видами рода *Caesalpinia* L. (Herendeen, 1992), а из палеогена китайской провинции Шанси — с современными видами рода *Campylotropis* (Guo, Zhou, 1992).

Leguminosites sp. B
(табл. II, *1*)

1983. *Leguminosites* sp. 5. Буданцев, История арктической флоры...: табл. 52, фиг. 5.

1994. cf. *Sophora* sp. Budantsev, The fossil flora of the Paleogene climatic optimum...: pl. 3, fig. 2.

Листья парно(?)-перистосложные, листочки супротивные, на коротеньких черешках, основаниями пластинки тесно прижатые друг к другу, овальные, продольно асимметричные, в основании округло-клиновидные, на верхушке округленно-приостренные, иногда с коротким шипиком, по краю цельные. Длина листочков — 2.5—2.8, ширина в нижней половине — 1.2—1.4 см. Жилкование перистое, детали практически не различимы на отпечатках.

Местонахождение и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1179а, 1342, неполные перисто-сложные листья и отдельные листочки.

В американском палеогене остатки листочков со сходной морфологией более или менее уверенно сравниваются с некоторыми видами рода *Sophora*, в частности с *S. japonica* L. (Herendeen, 1992).

Leguminosites sp. C
(табл. III, *1*)

1994. cf. *Cladrastis* sp. Budantsev, The fossil flora of the Paleogene climatic optimum...: pl. 3, fig. 3.

Листья непарно(?)-перистосложные, листочки супротивные, на коротеньких черешках, продолговато-овальные, в основании округлые, на верхушке округленно-заостренные, по краю цельные. Длина листочков — 4.1—4.3 см, ширина в нижней половине — 1.5—1.8 см. Жилкование перисто-сетчатое, плохо просматривается на отпечатках.

Местонахождение и материал: мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1665, 1682, 1683, 1808, 1813, преимущественно отдельные листочки.

Листья (листочки) этого типа в американском палеогене уверенно сравниваются с видами *Cladrastis sinensis* Hemsl. и *C. wilsonii* Takeda (Herendeen, 1992).

Leguminosites sp. D
(табл. III, *2*, *3а*)

Листочки ланцетовидные, от 4.5 до 10 см дл., 1.5—2.8 см шир., в средней части пластинки, в основании клиновидные с коротким черешком, на верхушке вытянуто-приостренные, по краю цельные. Жилкование перистое камптодромное, боковые жилки заметно тоньше центральной, в числе 5—7 пар, отходят под углом 35—40°, в средней части пластинки боковые жилки более расставлены, у края пластинки сильно утончаются и теряются в тончайшей сети разветвлений. Между боковыми жилками местами проходят более короткие и тонкие вставочные жилки, не достигающие края листочка. Жилки более высоких порядков на отпечатках не просматриваются.

Местонахождения и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1225, 1334, 1336, 1376; бухта Чемурнаут, колл. 960-10, обр. 1593; мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1891, отпечатки отдельных листочков.

В группе американских ископаемых бобовых очень близкие к камчатским формы определенно сближаются с родом *Ormosia* («*Ormosia* leaflet species 2»; Herendeen, 1992).

Leguminosites sp. E
(табл. IV, *5*, *6*)

1983. *Leguminosites* sp. 1. Буданцев, История арктической флоры...: табл. 52, фиг. 9.

Листочки овальной формы, 6—10 см дл., 3.5—4.5 см шир. в нижней половине пластинок, в основании округло-клиновидные или клиновидные, слегка низбегающие к черешочку, слабо асимметричные, на верхушке острые, часто вытянутые в языковидное окончание, цельнокрайные. Жилкование перистое камптодромное, боковые жилки в числе 12—13 пар, более сближенные в нижней половине листочка, третичные жилки, различимые не на всех образцах, образуют сеть с постепенно уменьшающимися ячейками.

Местонахождения и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1134; бухта Чемурнаут, колл. 960-10, обр. 1496, 1546, отпечатки почти целых листочков.

Среди американских палеогеновых бобовых встречены сходные формы листочков, сближаемые с некоторыми современными видами *Ormosia* («*Ormosia* leaflet species 1»; Herendeen, 1992).

Leguminosites sp. F
(табл. IV, *4*)

Листочки преимущественно яйцевидные, округло-яйцевидные, реже — эллиптические, 5—8 см дл., 3—5 см шир. в нижней половине, в основании обычно более или менее асимметричные, черешочек тонкий, до 0.8 см дл., на верхушке закругленно-приостренные или вытянутые в короткое остроконечие, цельнокрайные. Жилкование перистое брохидодромное, боковые жилки нерегулярные, слабо извилистые, между ними проходят редкие, короткие промежуточные жилки. Третичные жилки образуют сеть с редкими лестничными анастомозами и угловатыми ячейками.

Местонахождения и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1305; бухта Чемурнаут, колл. 960-10, обр. 1490а, б, 1502; мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1604.

Среди материала из американского палеогена некоторое внешнее сходство имеют листочки, сближаемые с современными видами рода *Swartzia*, в основном по эпидермальному строению (Herendeen, 1992), но отличаются преимущественно симметричными листовыми пластинками. Определенное сходство камчатские листочки имеют также с современным североамериканским видом *Gymnocladus dioicus* (L.) C. Koch.

Leguminosites sp. G
(табл. IV, *7*)

1983. ***Leguminosites*** sp. 6. Буданцев, История арктической флоры...: табл. 52, фиг. 7.

Листочки широкоэллиптические, до 7 см дл., 4.5 см шир., в основании округло-клиновидные, более или менее несимметричные, на верхушке закругленные с неглубокой выемкой, по краю цельные. Черешочки утолщенные, 0.6 см дл. Жилкование перистое брохидодромное несовершенное, центральная жилка в 2—3 раза толще боковых, которые в числе 8—9 пар отходят на одной стороне пластинки под углом 40—45°, на другой — 50—60°, слабо извилистые, соединяются неровными петлями. Жилки более высоких порядков практически не просматриваются на отпечатках.

Местонахождение и материал: мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1336а, 2 отпечатка листочков.

Форма листовой пластинки с выемчатой верхушкой и частые боковые жилки указывают на возможную принадлежность листьев виду рода *Dalbergia*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 154 с.

Буданцев Л. Ю. Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры Бореальной области. Л., 1986. 60 с.

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки. СПб., 1997. 115 с. (Тр. БИН РАН; Вып. 19).

Буданцев Л. Ю. Реконструкция кайнозойских климатов на востоке северной Азии по палеоботаническим данным // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 36—45.

Григоренко Ю. Н., Буданцев Л. Ю., Устинов Н. В. Вопросы стратиграфии палеоцен-эоценовых отложений Западной Камчатки // Кайнозой дальневосточных районов СССР. Л., 1978. С. 81—97.

Федотов В. В. Эоценовая флора Райчихи Амурской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 17 с.

Шанцер А. Е., Гладенков Ю. Б., Челебаева А. И. Нижний палеоген Западной Камчатки (стратиграфия, палеогеография, геологические события) // Тр. ГИН РАН. 1997. Вып. 488. 366 с.

Яковлев Г. П. Бобовые земного шара. Л., 1991. 141 с.

Awasti N. Indian fossil legumes // Adv. legume syst. 1992. Part 4: The fossil record. Kew. P. 225—250.

Axelrod D. I. Climatic pulses, a major factor in legume evolution // Adv. legume syst. 1992. Part 4: The fossil record. Kew. P. 259—280.

Brown R. W. Paleogene flora of the Rocky Mountains and Great Plains // U. S. Geol. Surv. 1962. Prof. pap. 375. 119 p.

Budantsev L. Yu. The fossil flora of the Paleogene climatic optimum in north-eastern Asia // NATO ASI. 1994. Ser. 1. Vol. 27. Cenozoic plants and climates of the Arctic. P. 297—321.

Guo S.-X., Zhou Z. K. The megafossil legumes from China // Adv. legume syst. 1992. Part 4: The fossil record. Kew. P. 207—224.

Hably L. Distribution of legumes in the Tertiary of Hungary // Adv. legume syst. 1992. Part 4: The fossil record. Kew. P. 169—188.

Herendeen P. S. The fossil history of the *Leguminosae* from the Eocene of southeastern North America // Adv. legume syst. 1992. Part 4: The fossil record. Kew. P. 85—160.

Herendeen P. S., Crepet W. L., Dilcher D. L. The fossil history of *Leguminosae*: phylogenetic and biogeographic implication // Adv. legume syst. 1992. Part 4: The fossil record. Kew. P. 303—316.

SUMMARY

Paleontological history of legumes (*Leguminosae* s. l.) begins from the late Cretaceous. But the peak of this group of the flowering plants falls on the middle Eocene and has «explosive» nature: representatives of the subfamilies *Caesalpinioideae*, *Mimosoideae* and *Faboideae* appear almost simultaneously in different regions. On the Western Kamchatka various remains of legumes, i. e. fruits, leaves, separate leaflets are confined to the deposits of Tchemurnautian formation of the middle Eocene on the eastern coast of Penzhinskaya Bay. 8 morphotypes of fruits and 7 of leaves (leaflets), closed to recent species of the genera *Caesalpinia*, *Gymnocladus* (*Caesalpinioideae*), *Ormosia*, *Cladrastis*, *Robinia*, *Swartzia*, *Dalbergia*?, *Maackia*? (*Faboideae*), are described. Some remains of morphologically different fruits and separate leafles remain unidentified yet. On the Western Kamchatka in both the earlier flora of Palanian type (late Paleocene—early Eocene) and in the later one of Irgirninian type (late Eocene) the legumes are practically missing. The association of the legumes with thermophile paleoflora of Tchemurnautian type with palms, laurels, myrtles etc. shows their climatic dependence. Certain age and climatic limits of development and distribution of extinct legumes determine their key value for ascertainment of concrete stages of florogenesis and dispersal of plants in a vast area of ancient Beringia. The penetration of legumes into the paleoflora of the North-Eastern Asia was a result of American—Asian floral migration during the climatic optimum, the peak of which fell on the end of the early-middle Eocene.

УДК 582.998 + 575.2 : 575.224.234.2 : 574.3

© А. С. Кашин, Ю. А. Демочко, В. С. Мартынова

КАРИОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ АПОМИКТИЧНЫХ И ПОЛОВЫХ ВИДОВ АГАМНЫХ КОМПЛЕКСОВ *ASTERACEAE*

A. S. KASHIN, Yu. A. DEMOTSHCO, V. S. MARTINOVA. CARYOTYPIC VARIATION IN POPULATION OF APOMICTIC AND SEXUAL SPECIES OF AGAMIC COMPLEXES OF *ASTERACEAE*

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410026 Саратов, ул. Астраханская, 83
Факс (8452) 24-16-96
E-mail: kashinas@sgu.ru

Поступила 29.01.2002

Результаты исследования кариотипической изменчивости в популяциях ряда апомиктичных и половых видов *Pilosella*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Chondrilla* (*Asteraceae*) из различных районов Саратовской обл. показали, что она подвержена значительной динамике как во времени, так и в пространстве. Сделано заключение о том, что на динамике кариотипической изменчивости сказывается не только таксономическая принадлежность, т. е. видоспецифичная организация генома, но и комплекс внешних факторов, воздействующих на популяцию. На примере различных видов агамного комплекса *Pilosella* показано, что условия обитания могут в большей мере, чем видоспецифичная организация генома, определять кариотипическую изменчивость растений в популяциях апомиктичных видов. Особая роль в определении нестабильности кариотипа в отношении плоидности наряду с интенсивностью гибридогенеза отводится стрессовым, пограничным условиям обитания популяции. Данные по кариотипической изменчивости в популяциях интерпретируются с точки зрения динамики выраженности апо- и амфимиксиса.

Ключевые слова: гаметофитный апомиксис, кариотипическая изменчивость, динамика апо- и амфимиксиса в популяциях, *Asteraceae*.

Вопрос о роли гаметофитного апомиксиса в эволюции цветковых по-прежнему не имеет однозначного ответа. Доминировавшее длительное время мнение о том, что его роль в эволюции ничтожна (Stebbins, 1950; Grant, 1981), исходило, как нам представляется, из неверного постулата, ибо проблему пытались решать, противопоставляя эволюционные потенциалы облигатно полового и облигатно апомиктичного способов размножения. Однако на сегодняшний день становится все более очевидным, что облигатных форм апомиксиса в природе не существует (Clausen, 1954; Skalinska, 1971; Gadella, 1972; Asker, 1979; Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992). В механизмах реализации и детерминации амфи- и апомиксис представляют собой настолько единую систему семенного размножения (Grossniclaus et al., 2001), что апомиксис в облигатном выражении оказывается принципиально невозможным (Mazzucato et al., 1996; Кашин, 1999). Поэтому вопрос о роли облигатно апомиктичных форм размножения в эволюции неправомочен.

Неоправданным оказалось и априорное представление о том, что генетическое разнообразие у клональных растений, в частности у апомиктов, ниже, чем у половых видов. Как теоретически (Кашин, 1998), так и на уровне морфологических и изозимных исследований (Ellstrand, Roose, 1987; Chapman et al., 2000), а в последнее время и на уровне исследований с использованием различных маркеров ДНК (Widen et al., 1994; Diggle et al., 1998; Wittzell, 1999; Campbell et al., 1999; Larson et al., 2001) показано, что бесполые популяции генетически разнообразны, причем во многих случаях не менее, чем половые. Значительный генетический полиморфизм изоферментов обнаружен и в популяциях унипарентальных видов животных, например у видов *Daphnia* (Crustaceae) (Toline, Linch, 1994; Giessler, 1997), *Pycnoscelus* (Insecta) (Gade, Parker, 1997), *Prionocypris* и *Candona* (Ostracoda) (Little, Hebert, 1997), *Lacerta* (Reptilia) (Murphy et al., 1997; Куприянова, 1999). Это полностью снимает аргументы популяционных биологов (Darlington, 1939; Stebbins, 1950; Mayr, 1970; Grant, 1981; Richards, 1996) в пользу того, что апомиктичные виды являются эволюционными тупиками.

Существенная роль гаметофитного апомиксиса в эволюции растений становится еще более очевидной, если принять во внимание тесную связь гаметофитного апомиксиса с полиплоидией и гибридогенезом, которые оказываются неизбежными атрибутами этого способа размножения (Savidan, 2000; Кашин, 2000; Roshe et al., 2001) и роль которых в эволюции очевидна. Да и уже то, что ареалы апомиктичных полиплоидных и гибридогенных видов преимущественно ограничиваются районами, освободившимися от ледника в постледниковый период, в то время как их половые диплоидные сородичи чаще всего занимают локальные ареалы вне зоны, охватываемой ледником (Bierzychudek, 1985; Dynesius, Jansson, 2000), также говорит о значительной роли апомиксиса в эволюции. К тому же гибридогенные полиплоиды, в том числе и апомиктичные, чаще обнаруживаются в средах обитания, недавно измененных антропогенным воздействием или подвергшихся изменениям климата, быстро обеспечивая репродуктивно изолированные совокупности особей новыми генетическими комбинациями, лучше адаптированными к новым, внезапно появившимся средам обитания (Stebbins, 1971; Кашин, 1998). Их доля резко возрастает в высоких широтах, т. е. опять же в областях, относительно недавно освобожденных от ледника (Rosenzweig, 1995), что говорит об относительно недавнем возникновении этих форм.

Исходя из природы гаметофитного апомиксиса, проблема его эволюции и эволюционной роли у растений (как и партеногенеза у животных) вероятнее всего должна рассматриваться вовсе не с точки зрения вытеснения под действием естественного отбора полового размножения апомиктичным или апомиктичного — половым (Жиров, 1972; Maynard, Smith, 1978; Overath, Asmussen, 1998, 2000; Bürger, 1999; Bengtsson, Ceplitis, 2000; Doncaster et al., 2000; Peck, Waxman, 2000, и др.). Скорее, ее нужно рассматривать с точки зрения эпигенетических механизмов перехода на тот или иной способ размножения, а также факторов, дестабилизирующих систему семенного размножения у отдельных групп покрытосеменных и приводящих ее в стабилизированное состояние в эволюционно значимых отрезках времени. Такое заключение напрашивается по результатам анализа проблемы детерминации апомиксиса целым рядом авторов (Ellestrum, Zagorcheva, 1977; Kashin, 1992; Willemse, Naumova, 1992; Кашин, Куприянов, 1993; Dickinson, 1994; Carman, 1997, 2000; Grimanelli et al., 2001), которые ставят проявление гаметофитного апомиксиса в зависимость прежде всего от эпигенетических (физиологических) механизмов регуляции. Для выяснения причин и последствий перехода отдельных групп цветковых растений с одного способа семенного размножения на другой требуется исследование динамики реализации различных способов семенного размножения в природных популяциях.

Сравнительное исследование популяций апомиктов и родственных им половых видов в отношении кариотипической[1] изменчивости вегетирующих в популяции растений и их потомства при различных режимах цветения дает представление о динамике реализации у них различных способов семенного размножения во времени и пространстве. Это может способствовать выявлению роли отдельных экзогенных факторов в определении семенной репродукции и механизмов перехода видов от облигатно полового на факультативно апомиктичный способ репродукции. Особенно важно проследить динамику кариотипической изменчивости в одних и тех же локальных популяциях в потомстве отдельных растений на относительно протяженных отрезках времени, а также выявить географические и экологические закономерности изменчивости в зависимости от таксономической принадлежности и способов семенного размножения.

---

[1] Кариотипическая изменчивость — наличие в популяции более чем одной рас, различающихся по числу хромосом на величину, кратную или некратную основному числу хромосом в геноме. Синоним: геномная изменчивость (Valentine, 1956; Берг, 1993).

Нами на протяжении ряда лет исследуется кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов *Pilosella* Б.-Карабулакского р-на Саратовской обл. (Кашин, 2000; Кашин и др., 2000б). В данной статье расширены экогеографические и таксономические границы исследований и предпринята попытка первого обобщения полученных результатов.

Материал и методика

Исследовали кариотипическую изменчивость в естественных и экспериментальных популяциях растений видов *Asteraceae*, различающихся способами семенного размножения (табл. 1; рис. 1). Каждая из экспериментальных популяций создавалась на территории ботанического сада Саратовского гос. ун-та (СГУ) в 1998 г. при перенесении на автономный участок около 100 растений, случайным образом отобранных из соответствующей естественной популяции.

В статье приведены результаты изучения кариотипической изменчивости 2000 г., а по ряду популяций — еще и у растений, вегетировавших в них в 2001 г. Кроме того, в анализе использовали данные предыдущих лет наблюдений, ранее уже опубликованные (Кашин и др., 2000а, б). По каждой популяции изучено в среднем около 30 растений, вегетировавших в год исследования, и 50—200 проростков семян по каждому из вариантов режимов цветения. Кариотипическую изменчивость в потомстве, как правило, исследовали по 3 вариантам режима цветения: 1) режим свободного цветения; 2) режим цветения в условиях изоляции некастрированных соцветий (режим возможности самоопыления); 3) беспыльцевой режим. Кастрацию цветков (удаление незрелых пыльников) производили путем срезания верхней части соцветий (корзинок) на уровне перехода завязи цветка в венчик за 3—5 дней до созревания пыльцы и вскрытия пыльников. Изолирование соцветий производили с помощью пергаментных изоляторов за 3—5 дней до цветения (раскрытия первого бутона в соцветии). Исследовалось потомство тех же растений, у которых анализировалась кариотипическая изменчивость в вегетирующем состоянии.

Кариотипическую изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений в связи со способом размножения выявляли путем подсчета числа хромосом в клетках корневых меристем на «давленых» препаратах под микроскопом «Bioval» (Германия) при увеличении 10 × 1.1 × 100. В среднем по каждому растению посчитано число хромосом на 3—5 метафазных пластинках. Материал фиксировали в ацетоалкоголе, окрашивали 4 %-м ацетогематоксилином с предварительной обработкой 8-оксихинолином или бромнафталином (Абрамова, 1988). Уровень плоидности определяли, исходя из основного числа хромосом у растений видов *Pilosella* и *Hieracium* (x = 9), *Taraxacum* (x = 8), *Chondrilla* (x = 5) (Хромосомные..., 1969; Числа..., 1990).

Результаты и обсуждение

При изучении трех естественных и двух экспериментальных популяций апомиктичного вида *P. officinarum* выявлено, что вегетировавшие в них в год исследования растения существенно различались по спектру изменчивости и по частоте встречаемости растений различных уровней плоидности (рис. 2). Так, в 2001 г. естественная популяция 22а состояла из растений 2x—7x, популяции 33а — 2x—5x, а популяция 97а — 2x—3x плоидности. При этом в последней доминировали диплоиды, в популяции 22а — триплоиды, в популяции 33а — тетраплоиды. Популяция 22а, так же как и в предыдущие годы наблюдений (Кашин и др., 2000б), по частоте встречаемости особей разной плоидности сохраняла бóльшую стабильность, чем 33а, хотя их простран-

ТАБЛИЦА 1

Видовая принадлежность растений исследованных популяций

Род	Секция	Вид	Популяция	Размножение
Chondrilla L.	*Chondrilla*	*C. juncea* L.	94 — опушка широколиственного леса, Б.-Карабулакский р-н 67 — опушка остепненной дубравы, Краснокутский р-н 85 — каменистая степь на склоне горы Лысой, г. Саратов	apo
		C. graminea Bieb.	86 — каменистая степь на склоне горы Лысой, г. Саратов	apo
Taraxacum Wigg.	*Taraxacum*	*T. officinale* Wigg.	92 — дендрарий ботсада СГУ, г. Саратов 48а — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н	apo
	Serotina Soest.	*T. serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir.	47 — сухой луг, Б.-Карабулакский р-н 65 — участок типчаково-полынной степи, Пугачевский р-н	sex
	Leptocephala Soest.	*T. bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz.	95 — пойма реки Еруслан, Краснокутский р-н	sex
Hieracium L.	*Umbellata* (Fries) Williams	*H. umbellatum* L.	93 — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н 93а — остепненный сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н	sex
Pilosella Tausch.	*Cymosina* (Naeg. et Peter) Schljak.	*P. vaillantii* (Tausch) Soják	22и — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н	apo
	Echinina (Naeg. et Peter) Schljak.	*P. echioides* (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip.	22ф — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н 33ф — остепненный сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н	sex
	Pilosella	*P. officinarum* F. Schultz et Sch. Bip.	22а — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н 33а — остепненный сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н 22а(э) — экспериментальная из растений популяции 22а, ботсад СГУ 33а(э) — экспериментальная из растений популяции 33а, ботсад СГУ 97а — сосновый бор, Балтайский р-н	apo
	Praealtina (Gremli) Schljak.	*P. praealta* (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip.	22г — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н	apo
	?	*P.* × *officinarum-vaillantii*	22к — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н	apo

Примечание. Размножение: sex — половой способ семенного размножения, apo — факультативно апомиктичный способ размножения.

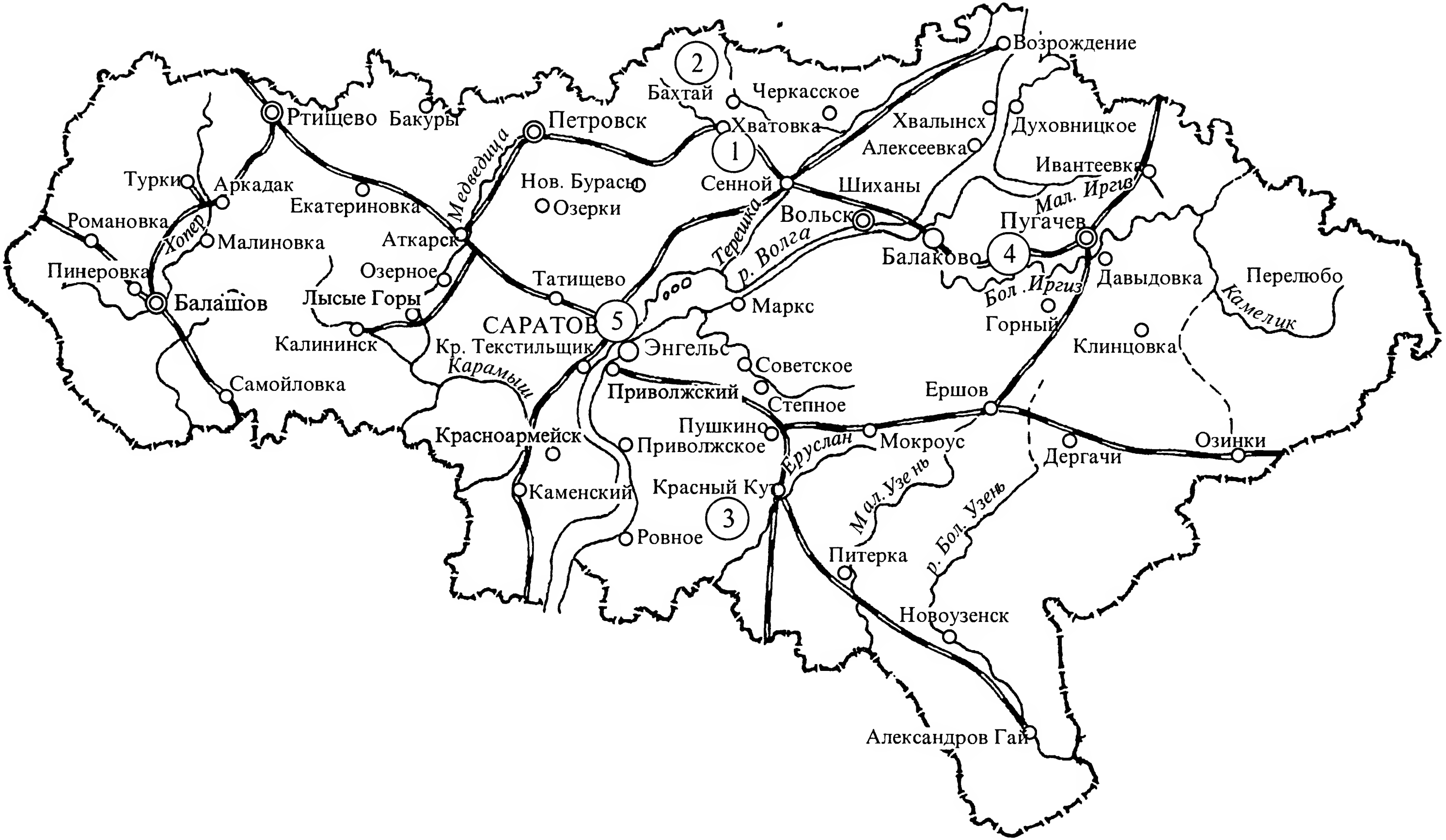


Рис. 1. Карта-схема Саратовской обл. с местоположением исследуемых популяций видов *Asteraceae*.

1 — Базарно-Карабулакский р-н; *2* — Балтайский р-н; *3* — Краснокутский р-н; *4* — Пугачевский р-н; *5* — экспериментальные популяции в ботаническом саду СГУ, г. Саратов. Масштаб 1 : 2 250 000.

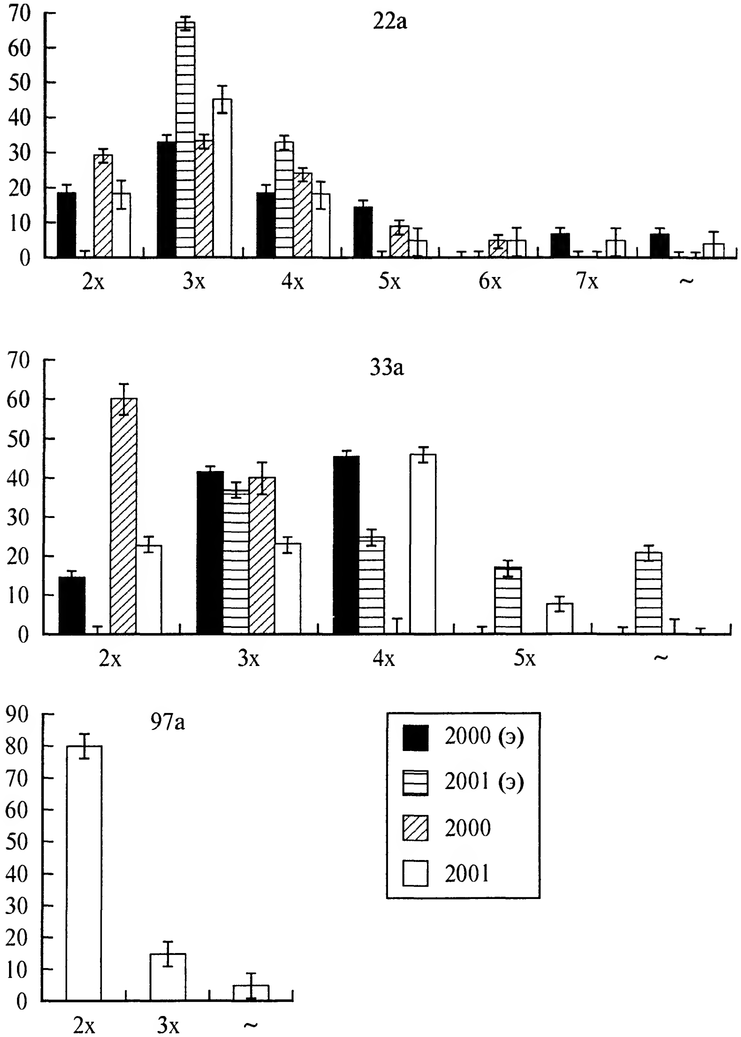


Рис. 2. Кариотипическая изменчивость растений природных и экспериментальных (э) популяций *Pilosella officinarum* в 2000 и 2001 гг.

По оси ординат — частота встречаемости, %; по оси абсцисс — плоидность.

ственно разделяет всего около 3.5 км. Однако условия обитания их значительно различаются. Популяция 33а обитает в остепненном сосновом бору на плакоре, популяция 22а — на влажном лугу. Перепад высот между местами обитания популяций составляет около 150 м, однако этого оказывается достаточно для того, чтобы в ценозе остепненного соснового бора, где обитает популяция 33а, создались более аридные условия, характеризующиеся нестабильностью и зачастую близкие к критическим для существования растений (Кашин и др., 1999). Интересно, что у вегетирующих растений популяции 22а в сезоны 2000 и 2001 гг. лишь процент диплоидов и триплоидов несколько различался на уровне достоверно значимых величин, в то время как популяция 33а характеризовалась значительными колебаниями частот встречаемости растений разной плоидности. Так, в 2000 г. в ней доминировали диплоиды (60.0 ± 3.6 %), почти в 3 раза превосходя встречаемость диплоидов в данной популяции в 2001 г., а в 2001 г. — тетраплоиды (при полном отсутствии таковых в 2000 г.). В 2000 г. в этой популяции среди вегетирующих растений имела место ярко выраженная склонность к более низкой, чем в 2001 г., плоидности.

Каждая из двух экспериментальных популяций *P. officinarum* достоверно отличалась по кариотипической изменчивости и по частоте встречаемости вегетирующих растений различной плоидности от соответствующей естественной популяции, производной из которой она является. Да и в пределах каждой экспериментальной популяции кариотипическая изменчивость вегетировавших растений в разные годы наблюдений (2000 и 2001 гг.) также достоверно различалась (рис. 2).

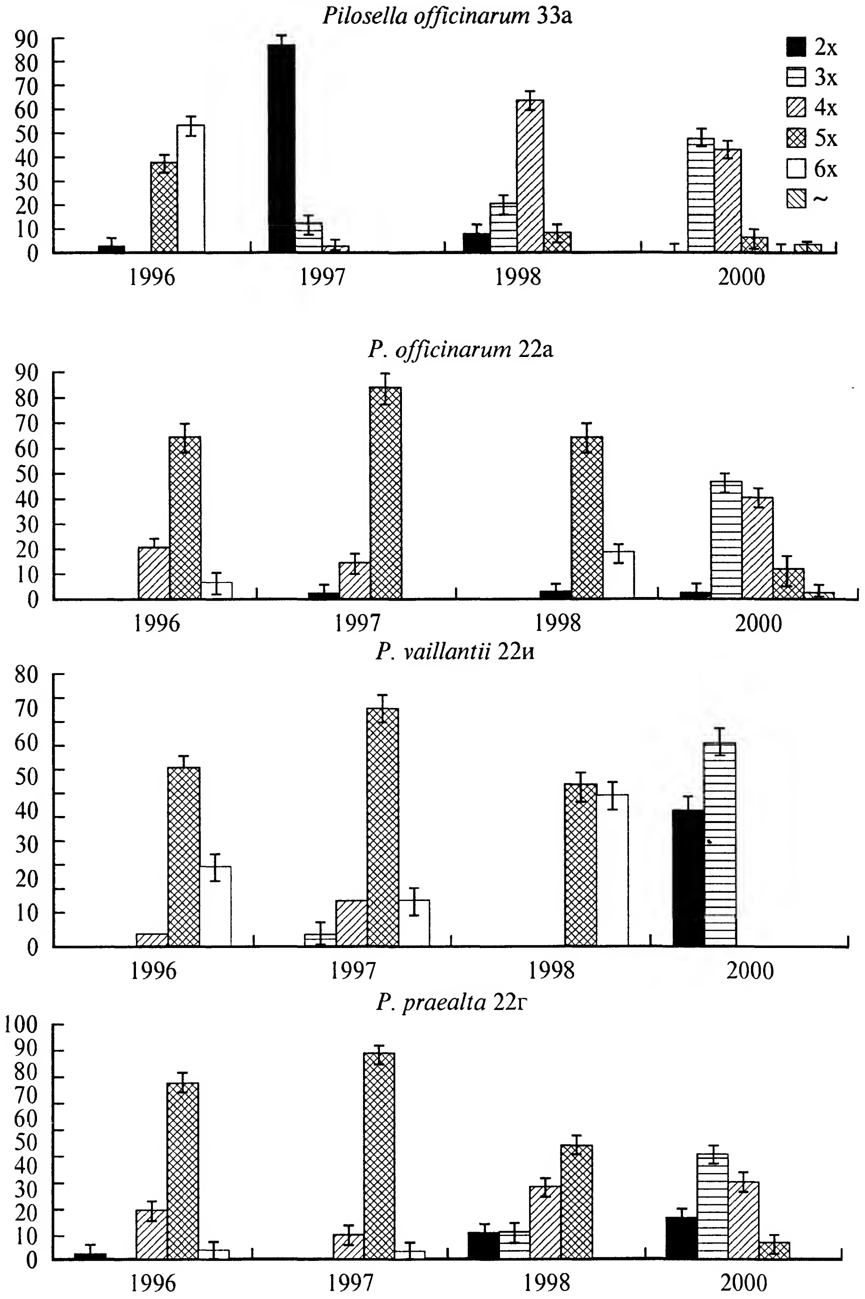
Еще больший контраст в частоте встречаемости растений разной плоидности в одних и тех же популяциях *P. officinarum* наблюдали в потомстве тех растений, у которых исследовалась изменчивость в вегетирующем состоянии. Так, например, резкой контрастностью отличалась кариотипическая изменчивость в популяции остепненного соснового бора (33а) при анализе потомства, завязавшегося в условиях свободного цветения. Если в 1996 г. превалировали гексаплоиды и с высокой частотой встречались пентаплоиды, то в 1997 г. почти абсолютно доминировали диплоиды, в 1998 г. — тетраплоиды, а в 2000 г. — триплоиды, при значительно меньшем, чем в 1998 г., числе тетраплоидов. Популяция влажного луга (22а) в 1996—1998 гг. в отношении изменчивости потомства, образовавшегося в условиях свободного цветения, оставалась достаточно стабильной. При этом существенно доминировали растения 5x плоидности. Однако в 2000 г. потомство данной популяции при свободном цветении в основном (и почти в равной мере) было представлено три- и тетраплоидами, в то время как пентаплоидов в ней было менее 10 %. Характерно, что в 2000 г. кариотипическая изменчивость потомства свободного цветения в обеих популяциях достоверно не различалась, несмотря на ее существенные различия у материнских растений данного года вегетации (рис. 3), т. е. под воздействием факторов внешней среды различия в частотах встречаемости особей разной плоидности, ярко выраженные в предыдущие годы наблюдений, в 2000 г. нивелировались.

Интересно, что потомство обеих экспериментальных популяций и популяции 22а *P. officinarum* вело себя довольно сходно при всех режимах цветения. По частоте встречаемости растений различной плоидности в 2000 г. эти популяции были близкими. Исключением является только потомство растений естественной популяции остепненного соснового бора (33а). В данной популяции семена в условиях самоопыления и беспыльцевого режима цветения не завязались, хотя потомство, завязавшееся в условиях свободного цветения, по кариотипической изменчивости достоверно не различалось с таковым по выборке особей популяции влажного луга (22а).

Результаты изучения экспериментальных популяций и естественной популяции влажного луга показали, что потомство, завязавшееся в условиях самоопыления или беспыльцевого режима, по частоте встречаемости растений различных уровней плоидности либо достоверно не отличалось от потомства, образовавшегося при свободном цветении этих же популяций, либо превосходило их по частоте встречаемости растений более низких уровней плоидности. Аналогичная картина получена по результатам изучения популяции гибридной формы *P.*× *officinarum-vaillantii*, чего нельзя сказать в отношении популяций *P. praealta* (22г) и *C. juncea* (67 и 94).

Спектр кариотипической изменчивости растений, вегетировавших в год исследования, в популяции влажного луга апомиктичного вида *P. praealta* (22г) в 2000 г. был значительно шире, чем в 2001 г. (рис. 4). В 2001 г. популяция была представлена преимущественно три- и тетраплоидами, при незначительном участии пентаплоидов, а в 2000 г. в ней наблюдали еще диплоиды и гексаплоиды, да и доля пентаплоидов оказалась в этот год значительно (более, чем в 3 раза) выше.

Интересная закономерность прослеживается при анализе кариотипической изменчивости в потомстве растений различных видов рода *Pilosella* из одного и того же ценоза влажного луга (*P. officinarum* 22а, *P. vaillantii* 22и, *P. praealta* 22г). На протяжении 4 лет наблюдений динамика кариотипической изменчивости в потомстве свободного цветения этих популяций в значительной мере коррелировала (рис. 3). В популяциях всех 3 видов в 1996—1998 гг. доминировали пентаплоиды, причем в 1997 г. их было достоверно больше, чем в 1996 и 1998 гг. В 2000 г. в потомстве всех 3 видов на влажном лугу резко возрос процент растений более низких уровней плоидно-



Pilosella officinarum 33а

P. officinarum 22а

P. vaillantii 22и

P. praealta 22г

Рис. 3. Кариотипическая изменчивость в популяциях *Pilosella officinarum*, *P. vaillantii* и *P. praealta* среди потомков растений при свободном цветении в различные годы наблюдений.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

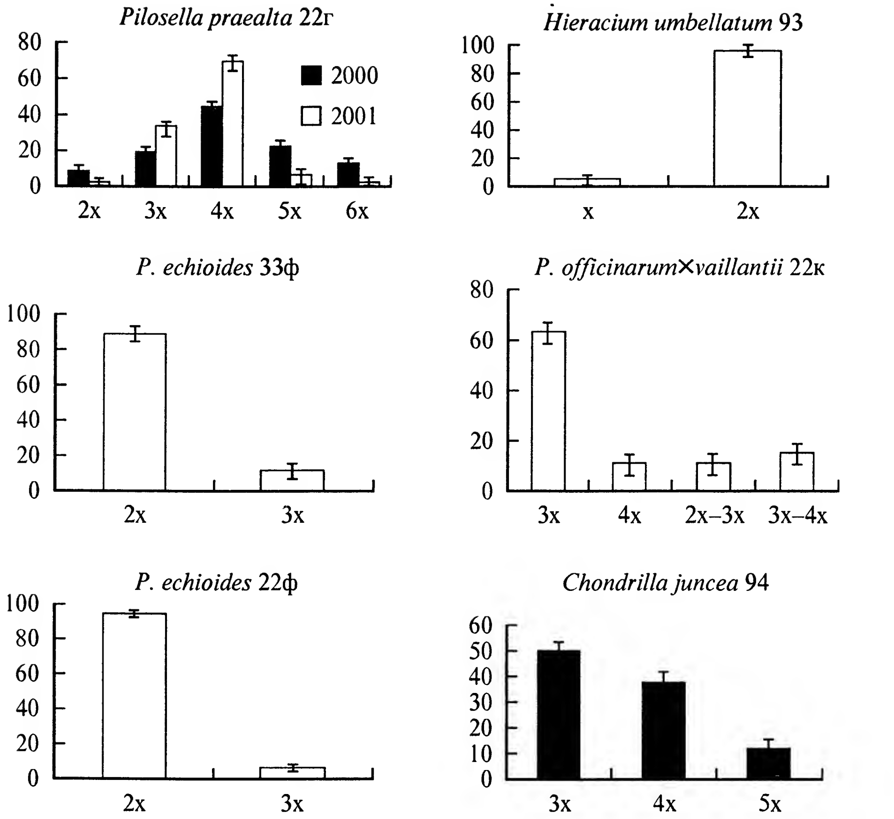


Рис. 4. Кариотипическая изменчивость растений *Pilosella*, *Chondrilla*, *Hieracium* из различных районов Саратовской обл. в 2000—2001 гг.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

сти. При этом во всех популяциях доминировали преимущественно триплоиды, а в потомстве популяций *P. vaillantii* и *P. praealta* был выявлен еще и относительно высокий процент диплоидов. Особенно бросается в глаза сходство характера кариотипической изменчивости в этот год в потомстве растений популяций *P. officinarum* 22а и *P. praealta* 22г.

Как показывают результаты 4 лет наблюдений, характер кариотипической изменчивости в популяциях различных видов рода *Pilosella*, обитающих в одинаковых условиях одного ценоза (влажного луга), несравнимо ближе, чем характер кариотипической изменчивости в различных популяциях (остепненного соснового бора — популяция 33а и влажного луга — популяция 22а) одного вида *P. officinarum*. Так же как и динамика кариотипической изменчивости в исходных естественных и производных экспериментальных популяциях *P. officinarum*, о которой речь шла выше, этот факт указывает на существеннейшую роль условий обитания апомиктичных популяций в определении характера кариотипической изменчивости. Более того, приведенные данные дают основание предполагать что различающиеся условия обитания популяций определяют характер кариотипической изменчивости в большей степени, чем таксономическая принадлежность, или видоспецифичная организация генома. Характерно, что в популяциях этих видов существенные различия в кариотипической изменчивости наблюдались в большинстве случаев между выборкой вегетирующих растений и потомством этих же растений (рис. 5). Это говорит в пользу того, что внешние условия определяют динамику кариотипической изменчивости в потомстве вегетирующих растений не только или не столько через отбор среди вегетирующих

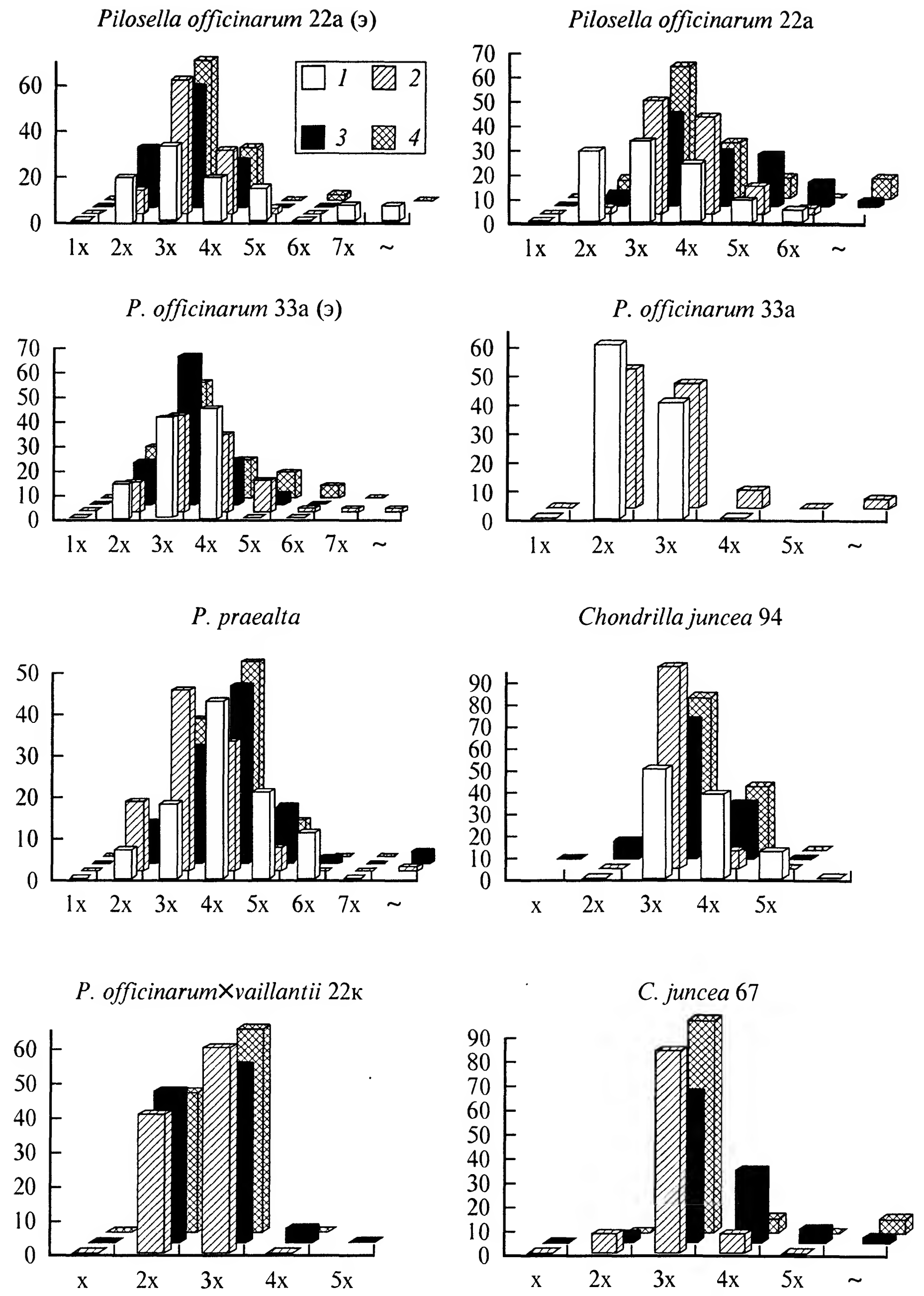


Рис. 5. Кариотипическая изменчивость в популяциях в 2000 г. при различных режимах цветения: материнские растения (*1*) и их потомство при свободном цветении (*2*), самоопылении (*3*) и беспыльцевом режиме (*4*).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

растений, сколько через выбор пути семенной репродукции в ходе онтогенеза растений.

Популяция апомиктичной гибридной формы *P.* × *officinarum-vaillantii* 22k из этого же биотопа в исследованной выборке вегетировавших в 2001 г. растений (рис. 4) характеризовалась примерно тем же спектром кариотипической изменчивости, что и потомство растений этой популяции предыдущих лет наблюдений (Кашин и др., 2000б). Правда, частота встречаемости растений разной плоидности в пределах этого спектра в популяции существенно различалась по годам. Так, в 1996 г. в потомстве свободного цветения в ней доминировали тетраплоиды, в 1998 г. в условиях изоляции все 100 % потомков были триплоидами, а в 2000 г. среди вегетировавших растений доминировали триплоиды, в то время как тетраплоидов было относительно небольшое количество (около 10 %). Но среди вегетировавших в этот год растений было довольно большое число миксоплоидов 2х—3х и 3х—4х плоидности (более 25 %). Потомство же 2000 г., будучи не достоверно различимым при двух режимах цветения (в условиях свободного цветения, с одной стороны, и при изоляции соцветий — с другой), содержало примерно одинаковое число особей 2х и 3х плоидности и лишь очень незначительное число тетраплоидов (рис. 5). Характерно, что в течение всех лет наблюдений в популяции ни разу не отмечено присутствие растений плоидностью выше 4х. И это несмотря на то, что у одного из родительских видов данного гибрида (*P. vaillantii*) в течение всех лет наблюдений в условиях свободного цветения доминировали пента- и гексаплоиды при очень незначительном числе тетра- и триплоидов и полном отсутствии диплоидов. Лишь в 1998 г. в условиях изоляции особи были три- и тетраплоидами (Кашин и др., 2000б), а в 2000 г. в условиях свободного цветения — ди- и триплоидами. В этом же биотопе растения второго родительского вида этой гибридной комбинации (*P. officinarum* 22a) в предыдущие годы были преимущественно тетра-, пента- и гексаплоидными и лишь в потомстве 2000 г. доминировали три- и тетраплоиды, а среди вегетировавших растений было довольно много диплоидов.

Таким образом, растения гибридной формы *P.* × *officinarum-vaillantii* в популяции имеют более узкий спектр кариотипической изменчивости, чем растения любого из родительских видов и в отличие от них характеризуются исключительно низкой плоидностью (от 2х до 4х). Это может указывать на то, что данная гибридогенная форма возникла в ценозе скорее всего в результате гибридизации растений родительских видов низкой плоидности и достигла относительной хромосомной стабилизированности. При этом либо данная гибридная форма — продукт одного или небольшого числа актов гибридогенеза, либо только при гибридогенезе растений родительских видов низкой плоидности гибридные растения оказываются в состоянии воспроизводиться в ряду поколений в виде жизнеспособных и конкурентоспособных особей. В пользу этого говорит и то, что гибридная форма *P.* × *officinarum-vaillantii* (Кашин и др., 2000а) имеет внутриценозное происхождение, размножается факультативно апомиктично, имеет устойчивый морфотип и высокую семенную продуктивность, а растения ее многочисленны в исследуемом ценозе на протяжении всех лет наблюдений.

Апомиктичная популяция 94 *C. juncea* вегетирующих растений в 2000 г. была представлена особями 3х—5х плоидности (преимущественно 3х—4х) (рис. 4). Потомство этих растений в том же году при всех 3 режимах цветения преимущественно состояло из триплоидов (на 70—90 %) при весьма незначительном числе ди- и тетраплоидов (рис. 5). Такая же картина наблюдалась в потомстве растений популяции 67 данного вида, находящейся в 300 км южнее популяции 94. Так же как и у исследованных апомиктичных видов рода *Pilosella*, в 2000 г. в потомстве *C. juncea* процент растений более низкой плоидности был выше, чем у родительских растений. Интересно, что в 1999 г. в потомстве растений популяции 67 выявлено гораздо большее число тетраплоидов, в исследованной выборке были даже октоплоиды, а также большое число миксоплоидов и анэуплоидов. Сходная изменчивость наблюдалась в 1999 г. в потомстве и у растений этого вида популяции 85 в черте г. Саратова (рис. 6). Таким образом, и у *C. juncea* в 2000 г. по сравнению с предыдущим годом наблюдается превалирование в потомстве растений более низкой плоидности. Однако в целом апомиктичные (дип-

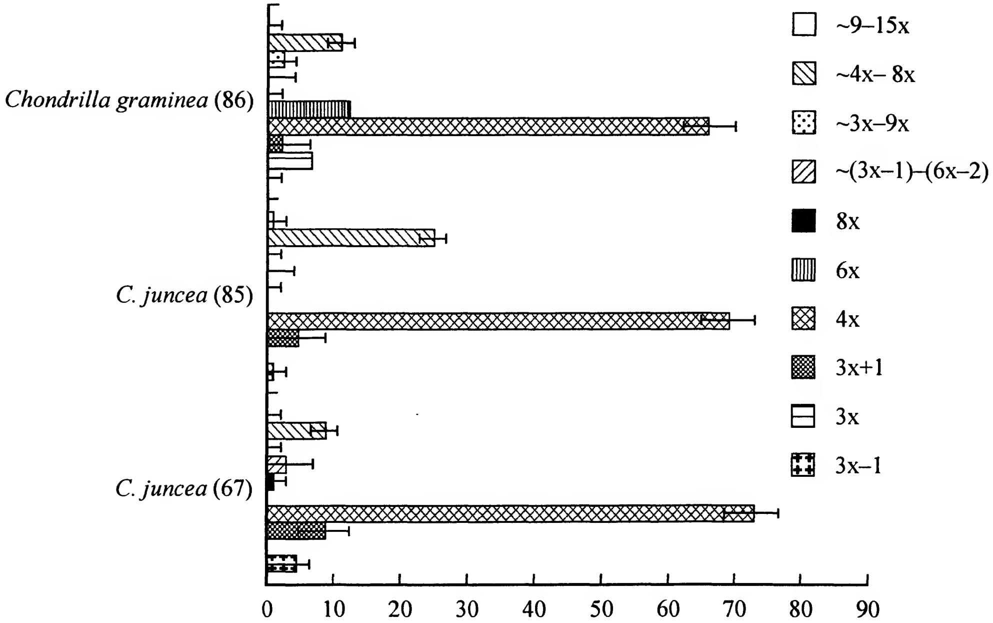


Рис. 6. Изменчивость плоидности в потомстве растений популяций видов *Chondrilla* в 1999 г.

~ — миксоплоиды; по оси ординат — плоидность; по оси абсцисс — частота встречаемости, %.

лоспоровые) популяции *C. juncea* отличались большей стабильностью, чем апомиктичные (апоспоровые) популяции различных видов *Pilosella*.

Все популяции исследованных половых видов (*P. echioides* 22ф и 33ф; *H. umbellatum* 93) имели в подавляющем большинстве одну плоидность — 2x. При этом в популяциях *P. echioides* от 6 до 11 % были триплоидами, а в популяции *H. umbellatum* около 4 % вегетирующих растений были гаплоидами (рис. 4). В потомстве при свободном цветении в большинстве популяций половых видов (*H. umbellatum* 93; *T. bessarabicum* 95; *T. serotinum* 47 и 65) наблюдали диплоиды с частотой встречаемости 97—100 %, в то время как при цветении в режиме возможности самоопыления или при беспыльцевом режиме семена не завязывались либо частота завязываемости семян (с диплоидными зародышами) не превышала 1 % (табл. 2).

Только популяции 22ф и 33ф полового вида *P. echioides* в условиях свободного цветения при доминировании в потомстве диплоидных растений имели триплоиды (9.4—10.2 %), а популяция 33ф — еще и довольно высокий процент тетраплоидов (17.2 %) (табл. 2). Таким образом, от 10 до 30 % потомков в этих популяциях имели отклоняющуюся от диплоидного плоидность, являясь, вероятно, продуктом оплодотворения нередуцированных гамет. Характерно, что в 2001 г. в этих популяциях среди вегетировавших растений процент отклоняющихся от диплоидного уровня особей достоверно не отличался от такового среди потомков 2000 г. (рис. 4), хотя тетраплоидов в 2001 г. в популяции 33ф не отмечено. А в предыдущие годы наблюдений (1997—1998 гг.) в потомстве при свободном цветении не наблюдали триплоидов, процент же диплоидов и тетраплоидов в популяции остепненного соснового бора (33ф) значительно колебался вплоть до полного отсутствия либо тех, либо других. В то же время в популяции влажного луга (22ф), как и в 2000—2001 гг., доминировали диплоиды (Кашин и др., 2000б). Примечательно, что в выборке растений 2000 г. популяции 22ф и 33ф по характеру изменчивости не различаются. В то же время потомство свободного цветения во все годы наблюдений в популяции остепненного соснового бора (33ф) было несравнимо более динамично в отношении изменчивости, чем в популяции влажного луга (22ф). Интересно, что в 2000 г. при анализе потомства тех же рас-

ТАБЛИЦА 2

Кариотипическая изменчивость в популяциях различных видов в потомстве 2000 г.

Вид и № популяции	Режим цветения	Способ размножения	Частота встречаемости, %			
			2x	3x	4x	нет семян
H. umbellatum 93	Свободное цветение	sex	97.2±1.2	2.8±0.9		
	Беспыльцевой	sex	0.2±0.1			99.8±0.1
	Самоопыление	sex	0.9±0.4			99.1±0.4
T. officinale 92*	Свободное цветение	apo	41.5±2.3	58.5±2.8		
	Беспыльцевой	apo	41.3±1.7	56.8±0.9	1.9±0.9**	
	Самоопыление	apo	35.6±1.6	61.0±1.3	3.4±0.7	
T. officinale 48а	Свободное цветение	apo	64.3±1.6	34.4±1.1	1.3±0.7	
	Беспыльцевой	apo	54.4±1.3	45.6±1.9		
	Самоопыление	apo	58.5±1.5	41.5±1.6		
T. bessarabicum 95	Свободное цветение	sex	98.4±1.4	1.6±0.7		
T. serotinum 47	То же	sex	100.0			
T. serotinum 65	» »	sex	100.0			
H. umbellatum 93а	Беспыльцевой	sex				100.0
P. echioides 33ф	Свободное цветение	sex	73.4±3.1	9.4±2.8	17.2±2.6	
P. echioides 22ф	То же	sex	88.1±3.6	10.2±2.9		1.7±1.3

Примечание. * — данные по 2001 г., ** — пентаплоиды. Остальные обозначения и полные названия видов — см. табл. 1.

тений, у которых числа хромосом были подсчитаны в вегетирующем состоянии, именно в популяции 33ф по характеру кариотипической изменчивости потомство существенно отличалось от родительских растений, в то время как в популяции 22ф по этому показателю достоверных различий не было. Все это указывает на то, что, во-первых, в отличие от популяций других исследованных половых видов (родов *Hieracium*, *Taraxacum*) популяции *P. echioides* могут быть лишь достаточно условно отнесены к половым (особенно популяция остепненного соснового бора), а, во-вторых, разные популяции одного и того же вида характеризуются различной стабильностью кариотипической изменчивости по годам.

Обращает на себя внимание аналогия в поведении популяций 22 (влажного луга) и 33 (остепненного соснового бора) у *P. echioides* и *P. officinarum*. Это приводит к заключению о том, что характер кариотипической изменчивости в них в большей мере определяют условия обитания популяции, чем таксономическая принадлежность. Как уже отмечалось, остепненный сосновый бор характеризуется гораздо большей, чем влажный луг, нестабильностью и экстремальностью условий существования растений. Это заставляет предполагать, что именно эти условия обитания и могут провоцировать у растений в популяции нестабильную кариотипическую изменчивость как следствие нестабильности в таких условиях проявления у них элементов апомиксиса и полового размножения (апомейоз — эуспория, апозиготия — зиготия).

Как уже указывалось, экспериментальные популяции *P. officinarum* по спектру и частоте встречаемости растений различной плоидности были ближе друг к другу, чем к материнским популяциям, из которых были перенесены растения в 1998 г. (рис. 5). Это также говорит в пользу того, что условия обитания играют важнейшую роль в определении характера изменчивости у апомиктов. Сходные условия обитания за 3 года существования экспериментальных популяций фактически нивелировали контраст кариотипической изменчивости в потомстве на всем протяжении наших наблюдений между соответствующими естественными популяциями. В качестве фактора, нивелировавшего этот контраст в экспериментальных популяциях, мог выступать либо естественный отбор, избирательно действовавший в каждом поколении, либо воздействие сходных условий обитания. Тот факт, что потомство в экспериментальных популяциях по кариотипической изменчивости более сходно, чем вегетирующие в популяциях растения (взятые из разных популяций), говорит о том, что фактор, нивелирующий кариотипическую изменчивость, действует скорее при определении пути семенной репродукции в каждом поколении, чем при отборе среди вегетирующих растений.

Различия в частоте встречаемости растений разной плоидности в естественной популяции *P. officinarum* 33а между вегетировавшими в ней растениями и потомством более выражены, чем в популяции 22а, характеризующейся более стабильными и менее экстремальными условиями обитания (рис. 5). При этом в 2000 г. потомство даже при свободном цветении характеризовалось превалированием растений более низкой плоидности, чем материнские растения. Вероятно, условия обитания этого года в остепненном сосновом бору способствовали высокому проценту редукционных делений и формированию семян из неоплодотворенных гамет. Интересно, что в условиях самоопыления и при беспыльцевом режиме цветения растения данной популяции вообще не дали потомства. Это указывает на то, что данная популяция в 2000 г. вела себя преимущественно или исключительно как половая.

Влияние условий обитания на характер кариотипической изменчивости исследовали не только на примере популяций различных видов *Pilosella*, но и на примере двух популяций факультативно апомиктичного (диплоспорового) вида *Taraxacum officinale* Wigg. Одна из них (92) обитает в условиях урбанизированной среды — в черте г. Саратова на супесчаных почвах склона южной экспозиции по опушке разреженной нагорной дубравы, примыкающей к жилому массиву. Доминирующие факторы антропогенного воздействия на нее — загрязнение воздуха выхлопными газами, общее заражение среды, интенсивное вытаптывание. Из природных факторов лимитирующими выступают повышенные температуры, дефицит воздушной и почвенной влаги. Вторая популяция (48а) обитает в условиях минимального антропогенного воздействия — на влажном лугу по опушке соснового бора в 100 км севернее г. Саратова. Условия обитания отличаются меньшей амплитудой колебаний температуры, влажности воздуха и почвы и отсутствием дефицита влаги в целом.

Апомиктичная популяция (92) *T. officinale* при анализе потомства 2000 г., завязавшегося при беспыльцевом режиме цветения, была представлена растениями более чем одной плоидности, причем диплоиды и триплоиды встречались фактически с одинаковой частотой. В потомстве 2001 г. эта популяция содержала больший процент триплоидов по сравнению с диплоидами. Напротив, растения популяции 48а в потомстве 2000 г. имели больший процент диплоидов, чем триплоидов (табл. 2).

Таким образом, исследуемые апомиктичные популяции *T. officinale* отличались друг от друга по соотношению в потомстве диплоидов и растений более высокой плоидности. При этом триплоидов в потомстве при всех режимах цветения было больше в популяции, отличающейся более жесткими условиями существования. Этот факт указывает на то, что экстремальные условия обитания растения могут приводить к повышенной выраженности апомиксиса в популяциях. Известно, что у апомиктичных видов, в частности у одуванчиков, диплоидные растения склонны к половому воспроизводству, а триплоидные и более высокой плоидности растения — к апомиксису. В целом результаты, полученные при исследовании популяций *T. officinale*, подтверж-

ТАБЛИЦА 3

Кариотипическая изменчивость у исходных растений *Pilosella officinarum* (популяция 33а) и в их потомстве при изолировании некастрированных соцветий в 2000 г. на экспериментальном участке ботанического сада СГУ

№ растения	Плоидность	Проанализировано потомков							
		всего, шт.	в том числе растений плоидности, %						
			2x	3x	4x	5x	6x	7x	~
3	?	3		100					
4	3x	3	67	33					
5	3x	1	100						
7	?	5		60	40				
8	?	2		100					
12	5x	8		50	13	37			
13	4x	8	13	62	25				
14	4x	9		67	33				
15	3x	3	33	67					
17	3x	1		100					
18	3x	13	38	62					
19	4x	3	33	33	34				
20	4x	3		67	33				
21	3x	12		100					
23	?	3	33	67					
24	4x	8		25	75				
25	3x	3		100					
26	?	10	20	20	50	10			
27	?	10	50	50					
33	?	1		100					
Итого		109	17	60	19	4			

дают полученные для ряда видов апомиктичного рода *Pilosella* данные, свидетельствующие в пользу того, что стрессовые условия обитания дестабилизируют систему семенного размножения, приводя к различным способам семенного воспроизводства (эуспория, апомейоз, зиготия, апозиготия). Однако, так же как и диплоспоровые популяции *C. juncea*, популяции диплоспорового *T. officinale* в целом демонстрируют бóльшую стабильность в отношении кариотипической изменчивости, чем апоспоровые популяции *Pilosella*.

Так же как в предыдущие годы наблюдений, до 80 % особей видов *Pilosella*, вегетировавших в апомиктичных популяциях в 2000 г., давало потомство более одной плоидности или имело отличную от родительской плоидность даже при беспыльцевом режиме цветения. Зачастую при этом плоидность у потомков была ниже, чем у материнских растений, что хорошо видно из данных, приведенных в табл. 3 по экспериментальной популяции *P. officinarum* 33а. По другим популяциям, как экспериментальным, так и естественным, у видов *Pilosella* наблюдалась сходная картина изменчивости в потомстве отдельных растений. Это указывает, с одной стороны, на нестабильность апомиктичной системы размножения, а с другой — на высокую частоту редукционных делений при спорогенезе даже при нечетной плоидности материнских растений с последующим развитием семян именно из редуцированных зародышевых мешков.

О том, что выявленные нами закономерности не являются характерными только для исследованных популяций, а могут быть распространены на многие популяции и виды апомиктичных групп растений, говорит то, что во многом сходная картина кариотипической изменчивости показана и для ряда других апомиктичных форм, причем как апоспорических, так и диплоспорических. Так, чрезвычайная вариабельность кариотипа по плоидности на внутрипопуляционном и межпопуляционном уровнях обнаружена у *Hieracium virosum* в окрестностях г. Красноярска. При этом полиплоидный комплекс одной популяции состоял из растений 6 уровней плоидности (2х—7х) и анэуплоидов с промежуточной между 2х и 3х плоидностью, а другой — 4 уровней плоидности (3х—6х) (Пулькина, Тупицына, 2000). У диплоспорового *Tripsacum dactyloides* обнаружены смешанные колонии, содержащие набор цитотипов 2х—6х, возникшие и существующие благодаря образованию редуцированных и нередуцированных гамет (Farquharson, 1954; Kindiger, Dewald, 1997). У подавляющего большинства исследованных апомиктичных видов рода *Pennisetum* (*Poaceae*) в пределах каждого вида обнаружено несколько эуплоидных (от 2х до 7х) или анэуплоидных рас (Schmelzer, 1997). У *Arabis holboellii* (*Brassicaceae*) популяция о-ва Гренландия состояла из диплоидов и триплоидов (Naumova et al., 2001). У *Hypericum perforatum*, считающегося тетраплоидным факультативно апомиктичным видом, наблюдали 11 различных способов размножения, включая развитие зародыша из оплодотворенных апоспорических зародышевых мешков, половое развитие диплоидов, партеногенетическое развитие зародышей из редуцированных зародышевых мешков. Даже в потомстве отдельных растений наблюдали растения от 2х до 6х плоидности (Matzk et al., 2001).

Однако в большинстве случаев до последнего времени (не говоря уж о более ранних исследованиях) в оригинальных работах и обзорах по числам хромосом у видов тех же родов *Hieracium* или *Pilosella* речь шла в лучшем случае о межпопуляционной изменчивости, причем между популяциями, значительно (на сотни километров) удаленными друг от друга (Gadella, 1988; Числа..., 1991; Shrtek, 1994; Stace et al., 1995; Schuhwerk, Lippert, 1997, 1998, и др.). На наш взгляд, это связано с тем, что было проанализировано недостаточно материала, что не позволило выявить действительную картину кариотипической изменчивости в популяциях. Однако многочисленные факты установления разной плоидности растений в различных популяциях одного вида, в той или иной мере удаленных друг от друга, косвенно указывают на то, что для многих из них должна быть свойственна картина кариотипической изменчивости, близкая той, что показана в наших исследованиях.

Есть и данные о конкретном характере действия факторов внешней среды на проявление апомиксиса. У *Brachiaria decumbens* (*Poaceae*), например, при наблюдении в течение 2 сезонов, показано, что хотя соотношение апоспорических и эуспорических зародышевых мешков оставалось относительно стабильным, в течение каждого сезона ранним летом наблюдалось массовое партеногенетическое развитие тех и других, в то время как поздней осенью при отсутствии пыльцы многие мейотические и апоспоровые зародышевые мешки дегенерировали (Naumova et al., 1999). Таким образом, в течение сезона в зависимости от длины светового периода либо от этапа развития растения сильно менялось соотношение дигаплоидов, половых и апомиктичных тетраплоидов.

При скрещивании диплоидных половых и триплоидных апомиктичных *Taraxacum* секц. *Ruderalia* в потомстве хромосомные числа колебались от 2х до 4х (Van Dijk et al., 1999), при этом ядра клеток пыльцы имеют гаплоидный набор хромосом (Tas, Van Dijk, 1999). Таким образом, оплодотворяемые яйцеклетки характеризовались как редуцированным (n = x = 8), так и нередуцированным (2n = 3x = 24) набором хромосом. Развитие семян у апомиктов напоминало различные типы развития семян, которые выявила J. Malecka (1973) в отдельных завязях факультативно апомиктичного *T. palustre* секц. *Ruderalia*, причем в последнем случае наблюдалось сезонное изменение частоты преждевременной эмбрионии. Весной фактически во всех цветках наблюдалось преждевременное развитие зародыша до цветения, а к осени возрастала частота семязачатков с задержкой в развитии, т. е. без преждевременной эмбрионии, и отмечалось то же явление, что позднее наблюдали, как указывалось выше, у *Brachiaria decumbens* (*Poaceae*) (Naumova et al., 1999).

Анализ полученных нами результатов говорит в пользу того, что именно стрессовые условия обитания популяций и видов растений являются наиболее вероятным фактором, дестабилизирующим систему семенного размножения. Косвенно в пользу этого говорит и то, что виды с интенсивным асексуальным воспроизводством преобладают среди эффективных колонизаторов, осваивающих территории с отклоняющимися от оптимальных для данного вида условиями обитания. Это было отмечено как для растений (Allard, 1965; Baker, 1957; Brown, Marshall, 1981; Price, Jain, 1981; Husband, Barrett, 1991), так и для животных — партеногенетических гекконов (Cuellar и Kluge, 1972) и слизней (Selander, 1983; Doums et al., 1997; Viard et al., 1997; Ostrowski et al., 2000). При этом у видов, обладающих такими преадаптациями, колонизация сопровождается сдвигами к более высоким уровням инбридинга или клонального развития (Barrett, Richardson, 1986; Barrett, Husband, 1990). Более того, в последнее время появились указания на то, что при экспансии новых территорий, отличных по условиям обитания от оптимальных, сексуальные виды могут переключаться на апомиктичный способ размножения. Это показано, например, для полового тетраплоидного *Rubus alceifolius* (*Rosaceae*), который при внедрении на острова Индийского океана вблизи Мадагаскара переключился на близкий к облигатному апомиктичный способ размножения (Amsellem et at., 2001). Это особенно интересно в свете концепции эпигенетической теории эволюции (Шишкин, 1987; Гилберт и др., 1997; Гродницкий, 2001) и данных о влиянии стрессовых факторов на увеличение генетической изменчивости в популяциях (Имашева, 1999).

Выводы

1. На примере апомиктичного (апоспорического) вида *P. officinarum* и условно полового вида *P. echioides* показано, что в различных условиях обитания популяции одного и того же вида могут вести себя различно в отношении кариотипической изменчивости. В то же время на примере апомиктичных популяций *P. officinarum*, *P. vaillantii* и *P. praealta* показана синхронность кариотипической изменчивости по годам у различных видов в сходных условиях обитания. Это свидетельствует о том, что внешние условия в целом оказываются существеннее, чем таксономическая принадлежность, в определении характера кариотипической изменчивости по годам. При этом бóльшая аридность и нестабильность условий обитания находят выражение и в большей хромосомной нестабильности геномов в популяции, а значит, и в большей нестабильности системы семенного размножения.
2. На примере апомиктичных (диплоспорических) популяций *T. officinale* 48а и 92 показано, что экстремальные условия обитания популяции способствуют большей выраженности гаметофитного апомиксиса по сравнению с более оптимальными условиями обитания.
3. Условия конкретного года могут нивелировать кариотипическую изменчивость в популяциях, что показано на примере природных и экспериментальных популяций *Pilosella officinarum*.
4. В потомстве 2000 г. фактически у всех исследованных апомиктичных видов родов *Pilosella*, *Chondrilla* и *Taraxacum* было больше, чем у родительских особей, растений низкой плоидности. Это свидетельствует о том, что условия данного года благоприятствовали развитию в апомиктичных популяциях потомства из редуцированных зародышевых мешков без оплодотворения.
5. Полученные результаты свидетельствуют о том, что популяции *Taraxacum* с диплоспоровым апомиксисом более стабильны в отношении кариотипической изменчивости в экстремальных условиях обитания, чем популяции *Pilosella* с апоспоровым апомиксисом.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-49376) и гранта № Е 00-6.0-42 Министерства образования Российской Федерации по фундаментальным исследованиям в области естественных наук.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. И. Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зернах культурных растений. Л., 1988. 61 с.

Берг Р. Л. Генетика и эволюция. Новосибирск, 1993. 284 с.

Гилберт С. Ф., Опиц Д. М., Рэф Р. А. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28. № 3. С. 325—343.

Гродницкий Д. Л. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 2. С. 99—109.

Жиров Е. Г. О причинах апомиксиса у *Роа*. Эволюционные аспекты // Цитология и генетика культурных растений. Новосибирск, 1972. С. 343—350.

Имашева А. Г. Стрессовые условия среды и генетическая изменчивость в популяциях животных // Генетика. 1999. Т. 35. № 4. С. 421—431.

Кашин А. С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 2. С. 171—191.

Кашин А. С. Генетический контроль гаметофитного апомиксиса и проблема хромосомной нестабильности геномов у покрытосеменных // Генетика. 1999. Т. 35. № 8. С. 1041—1053.

Кашин А. С. Геномная изменчивость, гибридогенез и возможности хромосомного видообразования при гаметофитном апомиксисе // Усп. совр. биол. 2000а. Т. 120. № 5. С. 501—511.

Кашин А. С. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений агамного комплекса *Pilosella* // Изв. Сарат. гос. ун-та. Отдел биологический. Выпуск специальный. Саратов, 2000б. С. 412—429.

Кашин А. С., Залесная С. А., Киреев Е. А., Титовец В. В. Потенциалы формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 2. Естественные межвидовые гибриды // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 3. С. 1—10.

Кашин А. С., Залесная С. А., Титовец В. В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 3. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 12. С. 13—28.

Кашин А. С., Куприянов П. Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. Саратов, 1993. 196 с.

Кашин А. С., Чернышова М. П., Сенников А. Н. и др. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 1. Базовые таксономические виды // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 4. С. 25—38.

Куприянова Л. А. Генетическое разнообразие гибридных однополых видов и форм рода *Lacerta* (*Lacertidae*, *Reptilia*): его возможные цитогенетические механизмы, цитогенетика мейоза природных полиплоидных форм // Цитология. 1999. Т. 41. № 12. С. 1038—1047.

Пулькина С. В., Тупицына Н. Н. Полиплоидные комплексы в роде *Hieracium* L. (*Asteraceae*) // Turczaninowia. 2000. Т. 3. Вып. 4. С. 79—81.

Хромосомные числа цветковых растений. 1969. 926 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. *Aceraceae — Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М., 1987. С. 76—123.

Allard R. W. Genetic systems with colonizing ability in predominantly self-pollinated species // The genetics of colonizing species. London, 1965. P. 49—75.

Amsellem L., Noyer J.-L., Hossaert-McKey M. Evidence for a switch in the reproductive biology of *Rubus alceifolius* (*Rosaceae*) towards apomixis, between its native range and its area of introduction // Am. J. Bot. 2001. Vol. 88. P. 2243—2251.

Asker S. E. Progress in apomixis research // Hereditas. 1979. Bd 66. H. 2. S. 231—240.

Asker S. E., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton, 1992. 298 p.

Baker H. G. Self-compatibility and establishment after long-distance dispersal // Evolution. 1957. Vol. 9. P. 347.

Barrett S. C. H., Husband B. The genetics of plant migration and colonization // Plant population genetics, breeding, and genetic resources. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA, 1990. P. 254—277.

Barrett S. C. H., Richardson B. J. Genetic attributes of invading species // Ecology of biological invasions: an Australian perspective. Australian Academy of Science, 1986. P. 21—33.

Bengtsson B. O., Ceplitis A. The balance between sexual and asexual reproduction in plants living in variable environments // J. Evol. Biol. 2000. Vol. 13. P. 415—422.

Bierzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 1255—1264.

Brown A. H. D., Marshall D. R. Evolutionary changes accompanying colonisation in plants // Evolution today, proceedings of the second international congress of systematic and evolutionary biology. Hunt Institute for Botanical Documentation, Carnegie-Mellon University, Pittsburgh, Pennsylvania, USA, 1981. P. 351—363.

Bürger R. Evolution of genetic variability and the advantage of sex and recombination in changing environments // Genetics. 1999. Vol. 153. P. 1055—1069.

Campbell C. S., Alice L. A., Wright W. A. Comparisons of within-population genetic variation in sexual and agamospermous *Amelanchier* (*Rosaceae*) using RAPD markers // Plant Syst. Evolution. 1999. Vol. 215. N 1—4. P. 157—167.

Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51—94.

Carman J. G. The evolution of gametophytic apomixis // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепция. Т. 3. Системы репродукции. СПб., 2000. С. 218—245.

Chapman H. M., Parh D., Oragisie N. Genetic structure and colonizing success of a clonal, weedy species, *Pilosella officinarum* (*Asteraceae*) // Heredity. 2000. Vol. 84. P. 401—409.

Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // Caryologia. 1954. Vol. 6. N 1—3. P. 469—479.

Cuellar O., Kluge A. G. Natural parthenogenesis in the gekkonid lizard *Lepidodactylus lugubris* // J. Gen. 1972. Vol. 6. P. 14.

Darlington C. D. Apomixis: the escape // The evolution of genetic systems. Cambridge, 1939. P. 108—113.

Dickinson H. G. The regulation of alternation of generation in flowering plants // Biol. Rev. 1994. Vol. 69. N 3. P. 419—442.

Diggle P. K., Lower S., Ranker T. A. Clonal diversity in alpine populations of *Polygonum viviparum* (*Polygonaceae*) // Int. J. Plant Sci. 1998. Vol. 159. P. 606—615.

Doncaster C. P., Pound G. E., Coxt S. J. The ecological cost of sex // Nature. 2000. Vol. 404. P. 281—285.

Doums C., Perdieu M. A., Jarne P. Resource allocation and stressful conditions in the aphallic snail *Bulinus truncates.* // Ecology. 1997. Vol. 79. P. 720.

Dynesius M., Jansson R. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2000. Vol. 97. N 16. P. 9115—9120.

Ellstrand N. C., Roose M. L. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species // Am. J. Bot. 1987. Vol. 74. P. 123—131.

Ellestrum S., Zagorcheva L. Sterility and apomictic embryo sac formation in *Raphanobrassica* // Hereditas. 1977. Vol. 87. P. 107.

Farquharson L. I. Naturalselection of tetraploids in a mixed colony of *Tripsacum dactyloides* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1954. Vol. 63. P. 80—82.

Gade B., Parker E. D. The effect of life cycle stage and genotype on desiccation tolerance in the colonizing parthenogenetic cockroach *Pycnoscelus surinamensis* and its sexual ancestor *P. indicus* // J. Evol. Biol. 1997. N 10. P. 479—493.

Gadella T. W. J. Biosystematic studies in *Hieracium pilosella* L. and some related species of the sungenus *Pilosella* // Bot. Notis. 1972. Bd 25. N 4. S. 361—369.

Gadella T. W. J. Some notes on the origin of polyploidy in *Hieracium pilosella* aggr. // Acta Bot. Neerl. 1988. Vol. 37. N 4. P. 515—522.

Giessler S. Analysis of reticulate relationships within the *Daphnia longispina* species complex. Allozyme phenotype and morphology // J. Evol. Biol. 1997. Vol. 10. P. 87—105.

Grant V. Plant speciation. 2nd ed. New York, 1981. 563 p.

Grimanelli D., Leblanc O., Perotti E., Grossniclaus U. Developmental genetics of gametophytic apomixes // Trends in Genetics. 2001. Vol. 17. N 10. P. 597—604.

Grossniclaus U., Nogler A. G., van Dijk P. J. How to avoid sex. The genetic control of gametophytic apomixis // Plant Cell. 2001. Vol. 13. P. 1491—1498.

Husband B. C., Barrett S. C. H. Colonisation history and population genetic structure of *Eichhornia paniculata* in Jamaica // Heredity. 1991. Vol. 66. P. 287.

Kashin A. S. Discussing the role of determination of apomixis monogenic heredity // Apomixis Newsletter. 1992. N 6. P. 27—29.

Kindiger B., Dewald C. L. The reproductive versatility of eastern gamagrass // Crop Sci. 1997. Vol. 37. P. 1351—1360.

Larson S. R., Waldron B. L., Monsen S. B. et al. AFLP Variation in agamospermous and dioecious bluegrasses of Western North America // Crop Science. 2001. Vol. 41. P. 1300—1305.

Little T. J., Hebert P. D. N. Clonal diversity in high Arctic ostracodes // J. Evol. Biol. 1997. Vol. 10. P. 233—252.

Maleska J. Problems of the mode of reproduction in microspecies of *Taraxacum* section *Palustria* Dahlstedt. // Acta Biol. Krakov. Ser. Bot. 1973. Vol. 16. P. 37—84.

Matzk F., Meister A., Brutovska R., Schubert I. Reconstruction of reproductive diversity in *Hypericum perforatum* L. opens novel strategies to manage apomixes // Plant J. 2001. Vol. 26. N 3. P. 275—282.

Mazzucato A., Falcinelli M., Veronesi F. Evolution and adaptedness in a facultatively apomictic grass, *Poa pratensis* L. // Euphytica. 1996. Vol. 92. P. 13—19.

Maynard Smith J. The evolution of sex. Cambridge, 1978.

Mayr E. Populations, species and evolution. Belknap, Cambridge, 1970.

Murphy R. W., Darevsky I. S., MacCulloch R. S. et al. Old age, multiple formations or genetic plasticity? Clonal diversity in the uniparental caucasian rock lizard, *Lacerta Dahli* // Genetica. 1997. Vol. 101. N 2. P. 125—130.

Naumova T. N., Hayward M. D., Wagenvoort M. Apomixic and sexuality in diploid and tetraploid accessions of *Brachiaria decumbens* // Sex. Pl. Reprod. 1999. Vol. 12. N 1. P. 43—52.

Naumova T. N., van der Laak Je., Osadtchiy Ja. et al. Reproductive development in apomictic populations of *Arabis holboellii* (*Brassicaceae*) // Sex. Pl. Reprod. 2001. Vol. 14. P. 195—200.

Nogler G. A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin e. a., 1984. P. 475—518.

Ostrowski M. F., Jarne P., David P. Quantitative genetics of sexual plasticity: the environmental threshold model and genotype-by-environment interaction for phallus development in the snail *Bulinus truncates* // Evolution. 2000. Vol. 54. P. 1614.

Overath R. D., Asmussen M. A. Genetic diversity at a single locus under viability selection and facultative apomixis: equilibrium structure and deviations from hardy-weinberg frequencies // Genetics. 1998. Vol. 148. P. 2029.

Overath R. D., Asmussen M. A. The cytonuclear effects of facultative apomixis. I. Disequilibrium dynamics in diploid populations // Theor. Population Biology. 2000. Vol. 58. P. 107—121.

Peck J. R., Waxman D. What's wrong with a little sex? // J. Evol. Biology. 2000. Vol. 13. N 1. P. 63—69.

Price S. C., Jain S. K. Are inbreeders better colonisers? // Oecologia. 1981. Vol. 49. P. 283.

Richards A. J. Genetic variability in obligate apomicts of the genus *Taraxacum* // Fol. Geo. Phyto. 1996. Vol. 31. P. 405—414.

Rosenzweig M. L. Species diversity in space and time. Cambridge, 1995.

Roche D., Hanna W. W., Ozias-Akins P. Is supernumerary chromatin involved in gametophytic apomixes of polyploid plants? // Sex. Pl. Reprod. 2001. Vol. 13. P. 343—349.

Savidan Y. Apomixis: genetics and breeding // Pl. Breed. Rev. 2000. Vol. 18. P. 13—85.

Schmelzer G. H. Review of *Pennisetum* section *Brevivalvula* (*Poaceae*) // Euphytica. 1997. Vol. 97. P. 1—20.

Schuhwerk F., Lippert W. Chromosomenzhalen von *Hieracium* L.(*Compositae, Lactuceae*). Teil 1 // Sendtnera. 1997. Bd 4. S. 181—206.

Schuhwerk F., Lippert W. Chromosomenzhalen von *Hieracium* L. (*Compositae, Lactuceae*). Teil 2 // Sendtnera. 1998. Bd 5. S. 269—286.

Selander R. K. Evolutionary consequences of inbreeding // Genetics and conservation. 1983. P. 201—215.

Shrtek Ji. Chromosome number in selected *Hieracium* species in the Krkonose Mts. (the West Sudeten) // Folia Geobot. Phytotax. 1994. Vol. 29. P. 91—100.

Skalinska M. Experimental and embryological studies in *Hieracium aurantiacum* L. // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 1971. Vol. 14. N 2. P. 139—152.

Stace C. A., Gornall R. J., Squirrell J., Shi Y. Chromosome numbers in *Hieracium* L. section *Alpina* (Fries) F. N. Williams // Watsonia. 1995. Vol. 20. N 4. P. 367—377.

Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.

Stebbins G. L. Chromosomal evolution in higher plants. London, 1971.

Tas I. C. Q., Van Dijk P. J. Crosses between sexual and apomictic dandelions (*Taraxacum*). I. The inheritance of apomixes // Heredity. 1999. Vol. 83. N 6. P. 707—714.

Toline C. A., Linch M. Mutational divergence of life-history traits in an obligate parthenogen // Genome. 1994. Vol. 37. P. 33—35.

Valentine D. H. Variation and polymorphism in *Viola* // Proc. Roy. Soc. 1956. Ser. B. Vol. 145. N 920. P. 315—319.

Van Dijk P. J., Tas I. C. Q., Falque M. et al. Crosses between sexual and apomictic dandelions (*Taraxacum*). II. The breakdown of apomixes // Heredity. 1999. Vol. 83. N 6. P. 715—721.

Viard F., Justy F., Jarne P. The influence of self-fertilization and population dynamics on the genetic structure of subdivided populations: a case study using microsatellite markers in the fresh-water snail *Bulinus truncates* // Evolution. 1997. Vol. 51. P. 1518.

Widen B., Cronberg N., Widen M. Genotypic diversity, molecular markers and spatial distribution of genetics in clonal plants, a literature survey // Folia Geobot. Phytotax. 1994. Vol. 29. P. 245—263.

Willemse M. T. M., Naumova T. Apomictic genes and seed plant reproduction // Apomixis Newsletter. 1992. N 5. P. 19—32.

Wittzell H. Chloroplast DNA variation and reticulate evolution in sexual and apomictic sections of dandelions // Mol. Ecol. 1999. Vol. 8. N 12. P. 2023—2035.

SUMMARY

Caryotypic variation was examined in populations of some apomictic and sexual species of *Pilosella*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Chondrilla* (*Asteraceae*) from different districts of Saratov Region. It was shown to be considerably changeable in both time and space. The dynamics of the caryotypic variation depends not only on a taxonomic affiliation (i. e. species-specific genome organization), but also on a complex of external factors affecting a population. Moreover, different species of *Pilosella* agamic complex have demonstrated, that environmental factors (habitat conditions) can determine a character of the caryotypic variation in population of apomictic species to a more considerable extent, that the species-specific genome organization. Stress habitat conditions are suggested to have a special role in determination of the caryotype instability in terms of ploidy, along with a hybridogenesis intensity. Data on the caryotypic variation in the populations are interpreted in terms of apo-amphimixis dynamics.

УДК 581.524.44:582.475.2

© В. И. Василевич, Т. В. Бибикова

ЕЛЬНИК КОСТЯНИЧНО-ВЕЙНИКОВЫЙ (CALAMAGROSTI ARUNDINACEAE-PICEETUM) В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH, T. V. BIBIKOVA. REED GRASS SPRUCE FOREST (CALAMAGROSTI ARUNDINACEAE-PICEETUM) IN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 07.02.2003

Ельник костянично-вейниковый характеризуется преобладанием в травяном ярусе *Calamagrostis arundinacea* или *Rubus saxatilis*. Он образуется в местообитаниях черничных и кисличных ельников при несколько разреженном древостое, что является результатом естественного изреживания спелых ельников или исходной пониженной сомкнутости елового древостоя. Эта ассоциация распространена преимущественно в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов. Ее ареал простирается от северо-восточной Польши до Предуралья, где *Calamagrostis arundinacea* постепенно замещается *C. obtusata*. Она полностью соответствует асс. Calamagrosti arundinaceae-Piceetum (Sokołowski, 1968).

Ключевые слова: еловые леса, классификация, циклы, Европейская Россия.

Среди типов еловых лесов, лесных ассоциаций, ельники, в травяно-кустарничковом ярусе которых обильны костяника и вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea*),[1] занимают сравнительно небольшую площадь и не используются в большинстве случаев для характеристики подзон бореальной зоны. Ельник костянично-вейниковый нечасто упоминается в литературе и его положение в экологических и динамических рядах растительности недостаточно детально исследовано. Это обстоятельство и побудило нас начать анализ ельников, встречающихся на территории Европейской России, именно с этой ассоциации.

В эту ассоциацию объединены сообщества еловых лесов, в хорошо развитом травяном покрове которых доминируют *Calamagrostis arundinacea* или *Rubus saxatilis* и значительно реже — *Convallaria majalis* и *Pteridium aquilinum*. Основанием для такого объединения послужило то, что при классификации мелколиственных лесов Северо-Запада (Василевич, 1996; Бибикова, 1998) было установлено, что эти 4 вида образуют группу фитоценотически замещающих видов, и описания с преобладанием каждого из них имеют совершенно идентичный видовой состав и не различаются по постоянству всех остальных видов.

Фитоценотическая замещаемость в какой-то степени противоречит принципу экологической индивидуальности видов Л. Г. Раменского. Замещаемость проявляется только в зоне перекрывания фитоценотических оптимумов всех видов группы. И действительно, в ельниках в отличие от березняков и осинников отношения между этими видами складываются несколько иначе. Ландыш и орляк редко выступают доминантами травяного яруса в ельниках, а сообщества с вейником лесным и костяникой имеют не вполне идентичный видовой состав.

---

[1] Латинские названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова, 1981; мхов — по В. М. Мельничук, 1970.

Древесный ярус этой ассоциации имеет среднюю сомкнутость около 0.7, но амплитуда этого показателя весьма значительна, во многих описаниях сомкнутость всего лишь 0.5 или 0.6. В древостое обычна примесь осины (до 0.3—0.4) и в меньшей степени березы. В подросте обильна ель, нередко ее покрытие достигает 10—20 %, подроста других пород мало. В подлеске постоянна и обильна рябина, довольно постоянны южнотаежные кустарниковые виды *Lonicera xylosteum* и *Daphne mezereum*.

Calamagrostis arundinacea и *Rubus saxatilis* постоянно встречаются и в тех описаниях, где они не доминируют. *Convallaria majalis* относительно постоянна во всех сообществах ассоциации, а *Pteridium aquilinum* везде имеет низкое постоянство. Это определяется тем, что данный вид образует крупные по площади клоны, и если он встречается в каком-либо сообществе, то, как правило, довольно обилен. Кроме этих видов к числу постоянных и обильных принадлежат *Oxalis acetosella* и *Vaccinium myrtillus*, достаточно часто встречается большое число и других бореальных видов: *Solidago virgaurea*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Dryopteris carthusiana*, *Pyrola rotundifolia*, *Melampyrum sylvaticum*.

Присутствуют в этой ассоциации и травянистые неморальные виды, но постоянство каждого из них низкое, а обилие невелико. Это *Aegopodium podagraria*, *Anemone nemorosa*, *Stellaria holostea*, *Hepatica nobilis*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*.

Моховой покров развит довольно слабо. Его среднее покрытие около 25 %. Основную роль в нем играют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Сообщества с преобладанием вейника лесного и костяники несколько различаются по постоянству видов, но очень мало видов, которые отсутствуют в одной группе описаний, а в другой имеют постоянство выше I класса. К таким в вейниковом ельнике принадлежит только *Chamaerion angustifolium*, а в костяничном — *Padus avium* и *Equisetum pratense*. Различия по постоянству остальных видов невелики и могут быть недостоверны. Более убедительным аргументом является повышение постоянства у группы экологически близких видов.

Чтобы проверить, существенны ли различия между этими двумя группами сообществ, были образованы 3 группы дифференцирующих видов: 1) бореальные мезофильные виды — *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum pratense*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Lycopodium annotinum*; 2) виды мезофильные неморальные и южнотаежные — *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis*, *Paris quadrifolia*, *Carex digitata*; 3) гигромезофиты — *Geum rivale*, *Crepis paludosa*, *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria*.

Однородность распределения каждой из этих групп видов по всей совокупности описаний была проверена с помощью критерия Кокрена (Василевич, 1985). Оказалось, что все они распределены неравномерно, т. е. имеется много описаний, где виды отсутствуют, и много описаний, где встречается бóльшая часть видов. Критерий Кокрена Q для всех 3 групп превышает табличное значение при $P = 0.05$. Затем коэффициент Кокрена был вычислен для каждой совокупности описаний по отдельности. В ельнике вейниковом 1-я и 2-я группы видов распределены равномерно. Для гигромезофитов критерий Кокрена несколько превышает табличное значение (51.47 при $Q_{0.05} = 48.60$), но таким результатом можно удовлетвориться и считать, что вейниковый ельник достаточно однороден в отношении распределения этих 3 групп видов.

Иная ситуация в костяничном ельнике. Так однородно распределены только бореальные виды. У остальных групп видов значение критерия Кокрена превышает табличное. Группа описаний костяничного ельника оказывается неоднородной и ее можно делить далее на флористически однородные части. Но такой задачи мы перед собой не ставили. Нам нужно было убедиться только в том, что костяничный и вейниковый ельник имеют статистически значимые различия по флористическому составу. Об этом свидетельствует очень сильное снижение коэффициента Кокрена при разделении описаний на эти 2 группы.

Таким образом, были установлены 3 дифференцирующие группы видов. Но дифференцирующим является не каждый их этих видов по отдельности, а только группы видов в целом. Различия во встречаемости каждого из этих видов не очень велики (см. таблицу). Такова же ситуация с дифференциальными видами во многих ассоциациях флористической классификации в Западной Европе. A. Jurko (1973) предлагал использовать в качестве диагностических только те виды, постоянство которых в сравниваемых синтаксонах отличается не менее чем на 50 %. Это разумное предложение не получило широкого признания, так как такие виды редко удается найти.

В костяничном ельнике выше постоянство ряда неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis*), но *Stellaria holostea* имеет более высокое постоянство в вейниковом ельнике. Костяничный ельник отличается также более высоким постоянством гигромезофитов. В вейниковом ельнике более постоянны бореальные виды. Достаточно ли этих различий для выделения 2 ассоциаций, это вопрос, который не имеет однозначного решения. В фитоценологии ранг синтаксонов устанавливается обычно произвольно. Мы предпочитаем рассматривать эти 2 группы описаний в ранге субассоциаций. Нужно учитывать, что они имеют очень много видов с одинаковым постоянством.

Основная часть описаний этой ассоциации сделана в Североевропейской провинции, в Валдайско-Онежской подпровинции.

Ассоциации из Кировской обл. относятся к другой ботанико-географической провинции Евразиатской таежной области — Урало-Западносибирской, ее наиболее западной Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции (Исаченко, Лавренко, 1980).

Костянично-вейниковые ельники из Кировской обл. отличаются примесью пихты в древостое и высоким обилием ее в подросте. В подлеске на Северо-Западе самым обильным и постоянным видом является рябина, а в Кировской обл. самый обильный, но не постоянный вид — *Lonicera xylosteum*. В травяном покрове ельников Кировской обл. заметно ниже обилие и постоянство *Oxalis acetosella*, выше постоянство *Rubus idaeus*, *Fragaria vesca*, *Orthilia secunda*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura*, *Viola selkirkii*. В описаниях с Северо-Запада выше постоянство *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Dryopteris carthusiana*, *Melampyrum sylvaticum*, *Geranium sylvaticum*. Описания с Северо-Запада несколько более бореальные, но различия не очень серьезны. Сохраняет свое обилие и постоянство большое число видов: *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Melica nutans*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Solidago virgaurea*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*, *Viola mirabilis*.

Видовой состав этой ассоциации почти не меняется с переходом из одной провинции в другую. Это, конечно, одна и та же ассоциация. Примесь пихты в древостое еще не основание для выделения особого синтаксона. Но есть еще одно обстоятельство, на котором следует остановиться. В древесном ярусе вятских ельников преобладают формы ели, которые ближе к типичной *Picea obovata*, а не к *P. abies*, как на Северо-Западе. Но, во-первых, на большей части территории Европейской России распространены переходные формы между этими двумя видами, а, во-вторых, нет никаких серьезных свидетельств об экологических различиях между ними. Так, В. И. Марковский (2002) в Свердловской обл. не выявил никаких различий по фитомассе и ее структуре в 20-летних чистых культурах *Picea abies* и *P. obovata*.

В моховом ярусе везде преобладают *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, а *Rhytidiadelphus triquetrus* более обилен на Северо-Западе.

К этой ассоциации мы отнесли 80 описаний, выполненных в разных областях Европейской России. Ряд описаний костяничного ельника относится к подзоне средней тайги (Каргопольский р-н Архангельской обл. и Вытегорский р-н Вологодской обл., Подпорожский р-н Ленинградской обл., Загубский п-ов на южном берегу оз. Ладога). Границы подзон взяты из книги «Геоботаническое районирование Нечерноземья» (Александрова и др., 1989). Бо́льшая часть описаний этой группы относится к подзоне южной тайги. Все они расположены на территории Ленинградской обл., как в ее западной половине, так и в восточной. Южнее, в Новгородской и Псковской областях, костяничный ельник не был встречен, хотя леса этих областей были обследованы весьма подробно.

Фитоценотический цикл вейниковых лесов

Виды	Ельник костянично-вейниковый*										Мелколиственные леса		
	Северо-Запад				Кировская обл.		Северо-Запад				березняк	осинник	сероольшатник
	вейниковый		костяничный				с обилием кислицы		с обилием черники				
Число описаний	35		32		7		59		14		153	96	11
Древесный ярус													
Сомкнутость крон	0.7		0.7		0.65		0.7		0.7		0.6	0.7	0.7
Picea abies/obovata	0.8	100	0.8	100	0.6	100	0.8	100	0.9	100	II	III	I
Abies sibirica					0.2	43							
Populus tremula	0.1	46	0.1	75		29	0.1	61		36	II	V	I
Betula pendula	0.1	66	0.1	78		43	0.1	68	0.1	86	V	IV	III
Pinus sylvestris		37		25	0.1	57		32		21	II	I	I
Alnus incana											II		V
Подрост													
Picea abies/obovata	6	91	6	94	4	100	6	93	2	86	IV	IV	III
Abies sibirica					2	71							
Populus tremula		23		31		43		29		14	II	III	I
Alnus incana		17		28				24		7	III	III	V
Betula pendula		29		13				20		29	III	II	II
Quercus robur						29							
Подлесок													
Sorbus aucuparia	5	100	4	97		43	5	98	5	93	V	V	IV
Lonicera xylosteum		20	1	63	2	43		42		21	I	II	I
Frangula alnus		17		34		43		29		14	III	III	III
Daphne mezereum		14		50		29		34		7	II	II	
Viburnum opulus		3		28		14		14		14			
Padus avium				25				14			II	II	III
Juniperus communis		6		16		14		8		7	II	I	I
Ribes spicata						29							
Rosa acicularis						29							
Lonicera pallasii						14							
Euonymus verrucosa						29							
Травяной ярус													
Calamagrostis arundinacea	32	100	5	88	12	85	17	92	23	86	V	V	IV
Rubus saxatilis	4	77	23	100	14	86	13	86	8	71	V	V	II
Convallaria majalis	4	51	6	72	1	43	7	64	3	64	IV	IV	III
Pteridium aquilinum		14		6			1	14	2	21	III	III	IV
Oxalis acetosella	13	91	13	72	1	29	16	85	3	71	III	IV	IV
Melica nutans		40		47	1	57		44		43	III	IV	III
Fragaria vesca		57		66	1	100		61		43	V	IV	V
Luzula pilosa		83		72		86		75		93	IV	III	III
Maianthemum bifolium	2	83	2	81	3	71		85		79	IV	IV	IV
Dryopteris carthusiana	1	69		59		29	1	64		57	II	III	III
Rubus idaeus	1	37		22	4	57		34		14	II	II	V
Solidago virgaurea	1	89	1	81		86		85		86	V	V	IV
Equisetum sylvaticum		29		28				27		21	II	II	I
Linnaea borealis		17		19	1	29		17		21			

Продолжение таблицы

Виды	Ельник костянично-вейниковый*										Мелколиственные леса		
	Северо-Запад				Кировская обл.		Северо-Запад				березняк	осинник	сероольшатник
	вейниковый		костяничный				с обилием кислицы		с обилием черники				
Veronica officinalis		20		28		29		24		36	II	I	I
Veronica chamaedrys		26		31		14		31		14	III	III	III
Angelica sylvestris		29	1	44		14		39		14	IV	IV	II
Vaccinium vitis-idaea	1	69	1	78	1	29	1	69	2	93	III	IV	I
Melampyrum sylvaticum	1	46	1	47		14		41		71	II	II	
Vaccinium myrtillus	6	94	3	53	2	43	3	69	13	93	III	IV	II
Trientalis europaea	1	86	1	56		57		68	1	86	IV	IV	III
Melampyrum pratense		43		13		29		24		43	II	II	
Lerchenfeldia flexuosa	1	37		13				27		21	III	II	II
Lycopodium annotinum		23		6				14		14			
Viola riviniana		51		28				46		21	II	II	III
Orthilia secunda		29		65	1	71		41		43	III	II	I
Pyrola rotundifolia		20	1	56		29		37		29	II	II	I
Carex digitata		37	1	53		57		44		43			
Deschampsia cespitosa		17		41				31		7	II	III	IV
Equisetum pratense			2	28		29		15			I	II	II
Geranium sylvaticum		23	1	59		29		44		14	II	III	
Gymnocarpium dryopteris	1	26	2	53	4	14	1	42		14	I	II	I
Paris quadrifolia		23		69		43		49		7	II	II	II
Milium effusum		23		25				25		14	I	II	
Athyrium filix-femina		20		34				32			I	II	I
Aegopodium podagraria	1	17	2	50	2	57	2	39		7	II	III	III
Lathyrus vernus		9	1	47		57		25		21	I	II	
Anemone nemorosa	1	46	5	56			3	54	1	29	II	II	III
Hepatica nobilis		20	2	31				29		14			
Ranunculus cassubicus		6		22				17					
Viola mirabilis		14	1	44		29		31		7			
Geum rivale		6	1	44		14		25		7			
Crepis paludosa		9	1	34		29		24					
Trollius europaeus		11		34		14		27			I	II	
Cirsium oleraceum				19				10					
Filipendula ulmaria				25		14		13			I	I	I
Cirsium heterophyllum		14		16		29		19			II	II	
Dryopteris austriaca		9		16				14		7			
Pulmonaria obscura		6		13		43		8		14	I	I	
Stellaria holostea	1	37	1	19	1	43		31		29	II	II	II
Asarum europaeum		23		13		71		20		7	I	I	I
Galeobdolon luteum	1	14		3				12		14			
Geum urbanum		3		13				8			I	I	II
Stellaria nemorum		9		13				12					
Actaea spicata		6		25							I	I	I
Poa nemoralis		3		13		29		5		21	I	I	I
Chamerion angustifolium		23				14		10		14	III	I	II

Продолжение таблицы

Виды	Ельник костянично-вейниковый*										Мелколиственные леса		
	Северо-Запад				Кировская обл.		Северо-Запад				березняк	осинник	сероольшатник
	вейниковый		костяничный				с обилием кислицы		с обилием черники				
Vicia sepium		6		22		29		14		7			
Hieracium murorum		9		28		14		17		14			
Galium boreale				22		14		10		7			
Campanula persicifolia		6		19				10		14			
Ranunculus acris		6		31				19		14	III	I	I
Taraxacum officinale				16		14		7		14			
Prunella vulgaris		6		19				10		14	I	I	
Cypripedium calceolus				13				5		7			
Vicia sylvatica		9		6		14		7		7	I	I	
Ajuga reptans		9				29		5			I	I	I
Viola hirta						14							
Viola selkirkii		3				43		3					
Ranunculus borealis						14							
Carex rhizina					1	29							
Viola canina		17		3		43		7		21			
Galium palustre				9		29		5					
Brachypodium pinnatum				3		14		2					
Galeopsis bifida		9		6				5		21	I	I	II
Urtica dioica		9		6				10			I	I	III
Impatiens noli-tangere											I	I	II
Moehringia trinervia		3						3			I	I	IV
Agrostis tenuis		6		3				3		7	II	I	III
Hypericum maculatum		11		9				10		7	II	I	I
Melampyrum nemorosum		9						5		14	II	II	I
Ranunculus repens				13		7					I	I	II
Lysimachia vulgaris				9				5			I	I	III
Hieracium umbellatum		6		3		7					III	II	I
Galium mollugo		9		13				5		7	II	I	I
Моховой ярус													
Pleurozium schreberi	9	80	4	84	11	86	6	80	7	93	III	III	I
Hylocomium splendens	4	54	6	69	5	71	4	59	8	57	II	II	I
Dicranum scoparium	1	40	1	53		29		46	2	50	II	II	I
Dicranum polysetum	2	31		25	1	43	1	25	2	50	I	I	
Rhytidiadelphus triquetrus	3	49	8	81		29	6	63	2	50	II	III	I
Rhodobryum roseum		31		44				36		36			
Mnium cuspidatum	1	23	1	22		14	1	25	1	14	II	II	II
Polytrichum commune	1	20						8		14	I	I	
Brachythecium starkei	1	23		9				19		7			
Climacium dendroides		6	1	22				15			I	I	I

Примечание. Для групп описаний ельников в колонках слева приведено среднее проективное покрытие (%), а справа — постоянство; для ассоциаций мелколиственных лесов приведено только постоянство видов (римские цифры). *Описания ельников с Северо-Запада были разделены на вейниковые и костяничные, а затем все описания — на черничные и кисличные.

Иной ареал имеет вейниковый ельник. Лишь одно описание было выполнено в подзоне средней тайги (Лодейнопольский р-н Ленинградской обл., окрестности дер. Русковицы). Самые северные местонахождения в подзоне южной тайги относятся к южной части Карельского перешейка. Большая часть описаний была выполнена в разных районах Ленинградской обл., имеются описания из Новгородской обл., а 2 относятся к самому юго-западному Себежскому р-ну Псковской обл. 4 описания сделаны в Можайском р-не Московской обл. и одно — в Лукояновском р-не Нижегородской обл. Вейниковый ельник имеет значительно более южный ареал распространения.

Из 2 описаний орлякового ельника одно было сделано в Лодейнопольском р-не Ленинградской обл., а другое — в Бежаницком р-не Псковской обл. Ландышевый ельник был встречен на юге Карельского перешейка, в окрестностях пос. Ольгино, в Гатчинском р-не Ленинградской обл., у пос. Тайцы, в Новгородской обл., у пос. Окуловка и в Торопецком р-не Тверской обл.

Литературные данные о ельниках с доминированием вейника лесного, костяники, ландыша и орляка довольно скудны. Эти виды редко употребляются в названиях ассоциаций ельников, выделяемых по доминирующим видам. А. А. Корчагин и М. В. Сенянинова-Корчагина (1957) приводят для Молого-Шекснинского междуречья асс. Piceetum convallariosum, в которой обильны ландыш и костяника. Ю. Д. Цинзерлинг (1932) указывает, что асс. Piceetum pteridosum часто встречается в южных районах современной Ленинградской обл. и по р. Плюссе в Псковской обл. А. А. Ниценко (1960) приводит для Ленинградской обл. следующие ассоциации ельников: бруснично-чернично-костяничный, костяничный, костянично-луговиково-вейниковый, кислично-вейниковый, чернично-вейниковый. Е. В. Дмитриева (1973) в западной части Карельского перешейка описала асс. ельник костянично-черничный, для которой характерно участие ландыша и костяники, и ельник орляково-черничный, в которой преобладают черника и орляк, а вейник лесной постоянен. Т. В. Былеева (1966) приводит для Московской Мещеры асс. ельник вейниково-зеленомошный. В Белоруссии неоднократно были описаны ельники орляковые (Романов, Дубовик, 1967; Юркевич и др., 1971), которые занимают 2.3 % площади еловых лесов. Покрытие орляка составляет 25 %, а мохового покрова — 90—95 %. А. Д. Смирнова (1943, 1951) на севере Кировской обл. выделила особую группу ассоциаций Piceeta calamagrostosa, включающую ряд ассоциаций, в которых обилен *Calamagrostis obtusata*, замещающий к востоку *C. arundinacea*.

Очень часто ельники с доминированием или по крайней мере значительным участием в травяном ярусе вейника лесного, костяники, ландыша и орляка включали в иные ассоциации, чаще всего в черничники и кисличники. Так, например, М. И. Виликайнен (1971) приводит для Южной Карелии асс. Piceetum myrtillosum, в которой доминирует черника, но много *Calamagrostis arundinacea*. С. Усков (1930) указывает для ельника кисличного Карелии *Convallaria majalis* и *Rubus saxatilis* как достаточно обильные виды. Эти данные существенно расширяют наши представления об ареале вейниково-костяничного ельника. В Тверской обл. в Piceetum oxalidosum постоянно встречаются *Convallaria majalis* и *Rubus saxatilis* (Говорухин, Мильков, 1951). По данным Н. А. Коновалова (1929), *Calamagrostis arundinacea* доминирует в P. oxalidoso-myrtillosum и постоянен в P. vacciniosum и P. myrtillosum в Подмосковье. С. Я. Соколов (1931) среди детерминантов ряда Oxalidosa называет *Calamagrostis arundinacea* и отмечает высокое обилие *Rubus saxatilis* в P. oxalidosum (Соколов, 1926). Л. И. Савельева (2000) в еловых лесах Подмосковья выделяет 18 циклов. Костяника упоминается как один из индикаторных видов кислично-неморального цикла, а вейник лесной — брусничного и разнотравно-черничного циклов.

Часто приводят сведения о лесах с обилием вейника в работах по Уралу. М. М. Данилова (1955, 1961) описывает елово-пихтовые леса с травяным покровом, где доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *C. obtusata* и *Melica nutans*. В разнотравных ельниках Прикамья часто обилен вейник лесной (Юргенсон, 1958), а в еловом разнотравно-вейниковом лесу преобладает *Calamagrostis obtusata* (Корчагин, 1940; Данилова, Шавкунова, 1969). П. Л. Горчаковский (1956) для среднего Урала приводит асс. ельник кислично-разнотравный, в котором обильны и постоянны *Calamagrostis obtusata* и *Carex macroura*, но это, конечно, уже совсем другая ассоциация, имеющая мало общего с рассматриваемым костянично-вейниковым ельником.

В Украинских Карпатах М. А. Голубец (1978) выделил асс. Piceetum myrtilloso-calamagrostidosum, в которой доминантом травяного яруса является *Calamagrostis arundinacea*, а субдоминантами — черника, *Calamagrostis villosa*, *Anthoxanthum odoratum*. Высокое обилие последнего вида связано с интенсивным выпасом. В асс. P. myrtilloso-muscosum доминируют черника, брусника и *Calamagrostis arundinacea*. В обеих ассоциациях много карпатских и альпийских видов (*Gentiana asclepiadea*, *Doronicum austriacum*, *Homogyne alpina*, *Soldanella hungarica*, *Streptopus amplexifolius*). Несмотря на сходство доминирующих видов травяно-кустарничкового яруса, это уже иные ассоциации, относящиеся к горной области распространения ельников в Европе.

В северо-восточной Польше, где ель еще встречается на равнине, A. Sokołowski (1968а) выделил новую асс. Calamagrosti arundinaceae-Piceetum. Древесный ярус этой ассоциации образован сосной и елью, в подросте нередко встречается дуб, а в подлеске — *Sorbus aucuparia*, *Carpinus betulus*. В травяном ярусе доминируют *Vaccinium myrtillus* и *Calamagrostis arundinacea*. В моховом ярусе главную роль играют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Ассоциация характеризуется большим участием бореальных видов класса Vaccinio-Piceetea, но нередки виды класса Querco-Fagetea. Характерными видами этой ассоциации Sokołowski (1968в) считает *Orthilia secunda*, *Lilium martagon*, *Mycelis muralis*, *Vicia sepium*, *Anthericum ramosum*, *Galium boreale*, *Lathyrus vernus*. Кроме того, он приводит географически дифференциальные виды: *Goodyera repens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Scorzonera humilis*, *Dicranum polysetum*. В этой ассоциации большее участие, чем в смешанных борах Средней Польши, имеют *Carex digitata*, *Oxalis acetosella*, *Daphne mezereum*, *Peucedanum oreoselinum*, *Carex montana*, *Campanula persicifolia*. Sokołowski считает, что эта ассоциация имеет бореальный характер и центр ее распространения находится на востоке.

В пуще Кнышинской (Karczmarz, Sokołowski, 1987) в этой ассоциации в кустарниковом ярусе доминирует *Corylus avellana*, к нему примешаны *Lonicera xylosteum*, *Ribes alpinum*, *Euonymus verrucosa*, *Daphne mezereum*. В травяном ярусе обильны *Pulmonaria obscura*, *Aegopodium podagraria*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Festuca gigantea*.

Если принимать во внимание только характерные и дифференциальные виды, то выявляются некоторые различия с тем набором описаний костянично-вейникового ельника, который получен с территории Европейской России. Отчасти это объясняется разным географическим положением: польские вейниковые ельники находятся в самой юго-западной части подзоны хвойно-широколиственных лесов бореальной области. Эти ельники, естественно, значительно богаче неморальными видами. Часть этих видов на территории северо-запада России не встречается или встречается очень редко. Вторая особенность польских ельников этой ассоциации определяется тем, что они там встречаются на легких супесях (Sokołowski, 1968а), а это также вызывает некоторые флористические отличия. В этой ассоциации автор выделяет 2 варианта: с *Koeleria polonica* и с *Brachypodium pinnatum*. Последний вид встречается в наших описаниях, но редко. Варианты ассоциации нередко являются чисто локальными и не повторяются в других районах ареала ассоциации.

В еловых лесах Фенноскандии выделяют асс. Melico nutantis-Piceetum (Cajander, 1926). Она встречается на более теплых местообитаниях с богатыми свежими почвами. В травяном ярусе доминирует *Calamagrostis arundinacea*, а характерными видами являются *Hieracium murorum*, *Moneses uniflora*, *Pyrola rotundifolia*, *Hepatica nobilis*, *Carex digitata*, *Melica nutans*, *Orthilia secunda*, *Rubus saxatilis*, *Viola riviniana*. В моховом ярусе доминируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Mayer, 1984). J. Kielland-Lund (1993) приводит для этой ассоциации несколько иной список характерных видов и не упоминает о доминировании вейника. Он отмечает, что ассоциация встречается в бореонеморальной и южной бореальной зонах. Отличия этой ассоциации от Calamagrosti arundinaceae-Piceetum не очень велики и их следовало бы рассматривать лишь в качестве вариантов или субассоциаций одной ассоциации.

Если же исходить из сходства доминирующих видов во всех ярусах и соотношения эколого-ценотических групп видов, которые отчасти совпадают с характерными видами классов и других синтаксономических единиц, то сходство будет значительно более очевидным. Мы считаем возможным отнести все российские костянично-вейниковые ельники к асс. Calamagrosti arundinaceae-Piceetum.

Какое же место занимает ельник костянично-вейниковый в экологических и динамических рядах ельников? А. А. Ниценко (1960) считал, что кислично-вейниковый ельник возникает из кисличного при осветлении древесного яруса. J. Kuusipalo (1985) пришел к выводу, что *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis* более светолюбивы, чем кислица, они появляются в более старых кисличных ельниках. Хотя средняя сомкнутость древостоя в наших описаниях 0.7, что соответствует средней сомкнутости в ряде других ассоциаций ельников, во многих описаниях она составляет лишь 0.5—0.6. В большинстве случаев это спелые ельники со средним диаметром стволов 30 см и более и высотой деревьев до 30 м. Относительно молодые леса встречаются в этой ассоциации очень редко, что позволяет согласиться с предположением о связи этой ассоциации с разреженными спелыми еловыми древостоями.

В ряде описаний, отнесенных к этой ассоциации, высокое покрытие имеет черника. Вполне возможно, что такие сообщества возникли в результате возрастных изменений черничных ельников, а не кисличных, как бо́льшая часть костянично-вейниковых ельников. Для проверки этого предположения все описания, включая орляковые и ландышевые, были разделены на 2 части: черничные и кисличные. Ряд видов имеет заметные различия во встречаемости в этих группах описаний. Из них были образованы 3 группы дифференцирующих видов: 1) южнотаежные виды кисличников — *Milium effusum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Paris quadrifolia*, *Aegopodium podagraria*, *Geranium sylvaticum*, *Viola riviniana*; 2) бореальные виды — *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Melampyrum sylvaticum*, *M. pratense*; 3) гигромезофиты — *Crepis paludosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria*, *Angelica sylvestris*.

Эти группы видов в значительной степени совпадают с теми, которые были выделены для проверки дифференциации костяничных и вейниковых ельников. Критерий Кокрена показал, что все 3 группы видов распределены неравномерно по всей совокупности описаний, а группа ельников с высоким обилием черники оказалась однородной по всем 3 группам видов. В этой группе описаний почти полностью отсутствуют виды 1-й и 3-й групп, а виды 2-й группы (бореальные) имеют более высокое постоянство. Несомненно, что эта группа описаний связана в своем развитии с черничными ельниками.

Таким образом, становится очевидно, что рассматриваемая ассоциация возникает как в местообитаниях ельников черничных, так и кисличных, но в последних гораздо чаще.

По литературным и нашим данным можно считать, что данная ассоциация распространена преимущественно в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов, хотя на востоке ельники с *Calamagrostis obtusata* заходят и в среднюю тайгу. Вейниковые и костяничные березняки и осинники широко распространены в подзоне средней тайги Республики Коми (Дегтева и др., 2001), но в обзоре еловых лесов этой республики приводятся только ельники с доминированием *Calamagrostis purpurea* (Мартыненко, 1999), а это уже совсем другой по экологии вид. В мелколиственных лесах достаточно светолюбивые *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis* чувствуют себя значительно лучше и идут далее на север, чем в ельниках.

По всему ареалу этой ассоциации от северо-востока Польши до Приуралья видовой состав ассоциации остается довольно стабильным, что позволяет рассматривать все эти леса в рамках одной ассоциации. То, что она возникает в местообитаниях черничных и кисличных ельников, также не может служить основанием для разделения этой ассоциации на две. Появляющиеся при более разреженном древесном ярусе виды имеют экологические амплитуды, не совпадающие с амплитудами преобладающих видов исходных ассоциаций. Дивергенция и конвергенция в ходе сукцессий — обычное явление. Все динамические ряды, которые строят геоботаники, неизбежно представляют собой результат сильного обобщения и упрощения.

Ранее были выделены циклы ассоциаций мелколиственных лесов (Василевич, 2000), объединяющие ассоциации с близким составом нижних ярусов, в том числе и лесновейниковый цикл, в который входят вейниковый березняк, осинник и сероольшатник. Ельник костянично-вейниковый может быть включен в этот цикл, так как отличия по флористическому составу невелики (см. таблицу). Большая часть видов в ельнике имеет примерно такое же постоянство, как в березняке и осиннике. Сероольшатник гораздо больше отличается от березняка и осинника, так как обогащение почвы азотом под серой ольхой вызывает разрастание ряда нитрофильных видов и подавление большого числа бореальных видов. В мелколиственных лесах этого цикла более высокое постоянство имеет *Pteridium aquilinum*, который отличается более высоким светолюбием и не выносит сильного затенения под пологом ели. Там же более постоянны луговые виды (*Veronica chamaedrys*, *Hieracium umbellatum*, *Agrostis tenuis*). В мелколиственных лесах снижают свое постоянство или полностью отсутствуют некоторые бореальные виды: *Melampyrum sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Carex digitata*. Наиболее существенное отличие мелколиственных лесов — снижение обилия и постоянства видов мхов, которые отрицательно реагируют на лиственный опад.

В общем, полог березы или осины не вызывает значительной перестройки флористического состава травяно-кустарничкового яруса в этом цикле ассоциаций; значительно сильнее воздействует на него серая ольха, обогащающая почву азотом. Ассоциации в пределах цикла не должны быть полностью идентичными. Принадлежность к одному циклу свидетельствует только о сходстве экотопов.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49629).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д., Грибова С. А., Исаченко Т. И. и др. Геоботаническое районирование нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 64 с.

Бибикова Т. В. Классификация осиновых лесов северо-запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 48—57.

Былеева Т. В. О еловых лесах Московской Мещеры // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1966. № 6. С. 59—64.

Василевич В. И. Классификация сероольшатников северо-запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1—13.

Василевич В. И. Мелколиственные леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 46—53.

Виликайнен М. И. Типологическая характеристика объектов исследований // Лесн. раст. ресурсы Южной Карелии. Петрозаводск, 1971. С. 7—21.

Говорухин В. С., Мильков Ф. Н. Леса восточной части Великолукской области // Уч. зап. Москов. обл. педагогич. ин-та. 1951. Т. 17. С. 193—218.

Голубец М. А. Ельники Украинских Карпат. Киев, 1978. 264 с.

Горчаковский П. Л. Важнейшие типы горных еловых и сосновых лесов южной части Среднего Урала // Сб. тр. по лесн. хоз. Урал. лесотехн. ин-та. 1956. Вып. 3. С. 7—49.

Данилова М. М. Леса южных районов Молотов. обл. // Уч. зап. Молотов. ун-та. 1955. Т. 7. Вып. 3. С. 159—170.

Данилова М. М. Еловые леса средней тайги Пермской области // Уч. зап. Перм. ун-та. 1961. Т. 18. Вып. 3. С. 11—19.

Данилова М. М., Шавкунова В. Ф. Леса бассейна р. Вишеры // Уч. зап. Перм. педагогич. ин-та. 1969. Т. 68. С. 3—18.

Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. Л. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб., 2001. 269 с.

Дмитриева Е. В. Ельники западной части Карельского перешейка // Лесоведение. 1973. № 2. С. 51—64.

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Геоботаническое районирование // Раст. европ. части СССР. Л., 1980. С. 10—20.

Коновалов Н. А. Типы леса подмосковных опытных лесничеств ЦЛОС // Тр. по лесн. опытн. делу. 1929. Вып. 5. 158 с.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печорско-Илычского заповедника // Тр. Печорско-Илыч. запов. 1940. Вып. 2. С. 5—412.

Корчагин А. А., Сенянинова-Корчагина М. В. Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвинск. запов. 1957. Вып. 4. С. 291—402.

Марковский В. И. Структура и элементы географии фитомассы некоторых видов *Picea* (на примере Северной Евразии): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 2002. 22 с.

Мартыненко В. А. Еловые леса // Леса Республики Коми. М., 1999. С. 134—163.

Мельничук В. М. Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев, 1970. 442 с.

Ниценко А. А. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960. Вып. 2. С. 5—16.

Романов В. С., Дубовик Г. Г. К характеристике состава еловых лесов Беловежской Пущи // Ботаника. Исследования. Минск, 1967. Вып. 9. С. 232—237.

Савельева Л. И. Типы хвойных лесов Подмосковья // Динамика хвойн. лесов Подмосковья. М., 2000. С. 33—66.

Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 171—180.

Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. Ч. 1 // Уч. зап. Горьков. ун-та. 1951. Вып. 19. С. 195—233.

Соколов С. Я. Рекогносцировочное исследование типов леса Лисинского лесничества // Лесоведение и лесоводство. 1926. № 3. С. 135—154.

Соколов С. Я. Типы леса восточной части Баково-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза // Прир. и хоз. учебн. леспромхозов Лесотехнич. акад. 1931. Вып. 2. С. 115—251.

Усков С. Типы лесов Карелии. Петрозаводск, 1930. 87 с.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части РСФСР // Тр. геоморфологич. ин-та. 1932. Вып. 4. 376 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. С. 509.

Юргенсон Е. И. Ельники Прикамья. Пермь, 1958. 75 с.

Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И. Типы и ассоциации еловых лесов. Минск, 1971. 352 с.

Jurko A. Multilaterale Differentiation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // Preslia. 1973. Vol. 45. N 1. S. 41—69.

Karczmarz Z., Sokołowski A. W. Roślinność reserwatu Kozłowy Ług w Puszczy Knyszyńskiej // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. Sect. C. 1987. Vol. 42. S. 1—17.

Kielland-Lund J. Syntaxonomy of Norwegian forest vegetation // Phytocoenologia. 1993. Vol. 24. P. 299—310.

Kuusipalo J. An ecological study of upland forest site classification in southern Finland // Acta Forest. fennica. 1985. Vol. 192. 77 p.

Mayer H. Wälder Europas. Stuttgart, 1984. 691 s.

Sokołowski A. W. Sespoły leśne nadleśnictwa Suwałki w puszczy Augustowskiej // Prace Inst. Badaw. Łeśn. 1968a. Vol. 349. S. 172—212.

Sokołowski A. W. Sosnowo-świerkowy bor mieszany (zespół Calamagrosti arundinaceae-Piceetum) w północno-wschodnej Posce // Prace Inst. Badaw. Łeśn. 1968b. Vol. 350. S. 216—231.

SUMMARY

Calamagrostis arundinacea or *Rubus saxatilis* are dominant species of the herb layer in the reed grass spruce forest. This association develops in blueberry and wood sorrel habitat types when the tree layer has been somewhat thinned in mature stands. The association occurs in the southern boreal and hemiboreal zones mainly. The geographical range of the association includes the north-eastern Poland, the southern Fennoscandia and stretches up to the Urals. The reed grass spruce forest in the European Russia corresponds completely to ass. Calamagrosti arundinaceae-Piceetum Sokołowski 1968.

УДК 581

© Т. Е. Дарбаева

ЭКОЛОГО-ИСТОРИЧЕСКИЕ СВИТЫ ФЛОРЫ МЕЛОВЫХ ВОЗВЫШЕННОСТЕЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА

T. E. DARBAEVA. ECOLOGICAL-HISTORICAL FLORISTIC SPECIES COMPLEXES OF CHALKY HILLS IN THE NORTH-WESTERN KASAKHSTAN

Западно-Казахстанский государственный университет
417000 Уральск, пр. Достык-Дружбы, 121
Поступила 05.02.2003

Во флоре Северо-Западного Казахстана выделено 17 эколого-исторических свит в понимании Г. М. Зозулина. 2 из них — солончаково-луговая и южно-степная — выделены и охарактеризованы нами впервые. Все виды флоры разделены между этими 17 свитами. Для каждой свиты указываются типы ареалов составляющих ее видов.

Ключевые слова: флора, Северо-Западный Казахстан, эколого-исторические свиты.

В пределах Северо-Западного Казахстана находятся возвышенности Общего Сырта и Подуральского плато. Южная часть Подуральского плато известна как Эмбенское плато. К этим возвышенностям, занимающим в пределах Северо-Западного Казахстана около 10 тыс. км^2, приурочены меловые обнажения, своеобразный растительный покров которых и был нами изучен. В работе использован материал и по пограничным районам Оренбургской области России.

Флора меловых возвышенностей представляет собой сложный комплекс видов, образовавшийся в результате объединения флор растительных группировок, различных по своему происхождению.

Ход эволюции и трансформации растительного покрова меловых ландшафтов можно проанализировать, основываясь на составе эколого-исторических свит (Зозулин, 1955, 1969, 1970, 1976). При выделении свит принимались во внимание характер современного распространения видов, их ценотическая приуроченность, генетические связи отдельных видов, ритм развития и жизненность видов в сообществе. Кроме своих данных мы использовали характеристики видов, приведенные В. В. Ивановым в серии выпусков во флоре Северного Прикаспия (Иванов, 1966а, б, 1968а, б, 1971а, б, 1972а, б, 1974, 1975, 1977а, б, 1989).

В исследованном районе нами выделено 17 эколого-исторических свит в понимании Г. М. Зозулина. Среди них есть свиты, им не выделявшиеся, но хорошо различающиеся на нашем материале.

В приводимой ниже характеристике свит дается распространение видов по крупным естественным регионам — Общий Сырт, Подуральское плато, Эмбенское плато.

1. Неморальная свита

В свиту объединены неморальные виды, обитающие в европейских широколиственных лесах, которые характеризуются теневыносливостью, мезоморфной структурой листа, преобладанием корневищных форм среди травянистых растений. В районе исследований эти виды, составляющие неморальную свиту, произрастают в байрачных дубравах Общего Сырта на правобережье р. Урал (Оренбургская обл., до сел Нижнеозерное и Рассыпное) и левобережье р. Урал в урочище Амангельды и выше. В байрачных лесах Подуральского плато сохранился травяной покров из видов этой свиты.

В свиту входит 33 вида, из них 10 — общие для Общего Сырта и Подуральского плато: *Epilobium nervosum* Boiss. et Buchse, *Ficaria verna* Huds., *Fritillaria meleagris* L., *Fragaria vesca* L., *Galium aparine* L., *G. boreale* L., *Glechoma hederacea* L., *Lathyrus pisiformis* L., *Melica nutans* L.

Остальные виды этой свиты произрастают только на Общем Сырте: *Acer tataricum* L., *Aegopodium podagraria* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Carex pallescens* L., *C. vulpina* L., *Campanula bononiensis* L., *C. rapunculoides* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Convallaria majalis* L., *Dactylis glomerata* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Euonymus verrucosa* Scop., *Geum urbanum* L., *Malus sylvestris* Mill., *Melissa officinalis* L., *Milium effusum* L., *Poa nemoralis* L., *Pyrus communis* L., *Quercus robur* L., *Rosa canina* L., *Symphytum officinale* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall., *Viburnum opulus* L.

До Эмбенского плато виды этой свиты не доходят.

Географический анализ выявил в неморальной свите 4 типа ареалов. Ядро свиты образуют виды с европейским типом ареала, например: *Acer tataticum*, *Pyrus communis*, *Carex pallescens*. Другие типы ареалов — восточноевропейский, евразиатский, голарктический представлены меньшим числом видов.

2. Боровая свита

Виды этой свиты характеризуются большой светолюбивостью, ксероморфной структурой, слабой требовательностью к богатству почвы, развитием и существованием независимо от древесного яруса. В наших условиях виды боровой свиты приурочены к опушкам байрачных лесков, песчаным, супесчаным, меловым склонам, а также к днищам глубоких балок.

11 видов этой свиты встречаются только на Общем Сырте: *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Campanula sibirica* L., *Festuca ovina* L., *Genista tinctoria* L., *Lathyrus pannonicus* (Jacq.) Garcke, *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Pteridium aguilinum* (L.) Kuhn, *Thymus serpyllum* L., *Veronica teucrium* L., *Verbascum thapsus* L.

Общими для Общего Сырта и Подуральского плато являются 20 видов — *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Centaurea jacea* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) A. Klaskova, *Dianthus andrzejowskianus* (Zapal.) Kulcz., *Eremogone longifolia* (Bieb.) Fenzl, *Erigeron podolicus* Bess., *Gypsophila altissima* L., *Herniaria glabra* L., *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub, *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb., *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., *Polygala sibirica* L., *Potentilla arenaria* Borkh., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Rumex acetosella* L., *Silene nutans* L., *Veronica incana* L., *V. prostrata* L., *Viola canina* L.

До Эмбенского плато не доходит ни один вид боровой свиты.

Свиту составляют виды с 5 типами ареалов. Доминируют евразиатские (13; 42 %)[1] и европейские (12; 38.7 %) виды, а остальные — древнесредиземноморские (4; 12.9 %), голарктические (1; 3.2 %) и средиземноморские (1; 3.2 %) значительной роли не играют.

3. Березняковая свита

Формирование березняковой свиты происходило в климатических условиях, при которых не могли развиваться теневые широколиственные леса. В ее составе 32 вида,

---

[1] В скобках даны: число видов и их доля (%) от всего видового состава свиты.

13 из них общие для Общего Сырта и Подуральского плато: *Betula pendula* Roth, *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Carex atherodes* Spreng., *Heracleum sibiricum* L., *Hierochloё odorata* (L.) Beauv., *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Populus tremula* L., *Rosa acicularis* Lindl., *R. majalis* Herrm., *Rubus caesius* L., *Senecio erucifolius* L., *Solidago virgaurea* L., *Stellaria holostea* L.

Только на Общем Сырте встречается 8 видов: *Adenophora liliifolia* (L.) A. DC., *Betula borysthenica* Klok., *Crataegus sanguinea* Pall., *Gentiana pneumonanthe* L., *Rubus saxatilis* L., *Sorbus aucuparia* L., *Viola collina* Bess., *V. hirta* L.

13 видов этой свиты произрастают только на Подуральском плато: *Agrimonia eupatoria* L., *A. pilosa* Ledeb., *Betula pubescens* Ehrh., *Carex melanostachya* Bieb. ex Willd., *C. praecox* Schreb., *Cucubalus baccifer* L., *Chelidonium majus* L., *Lithospermum officinale* L., *Potentilla chrysantha* Trev., *Tanacetum vulgare* L., *Thalictrum minus* L.

Эмбенского плато из этой свиты достигает 2 вида: *Rosa majalis* и *Potentilla chrysantha.*

Виды березняковой свиты на Общем Сырте встречаются среди байрочных дубрав (*Betula pendula*, *B. pubescens*, *Crataegus sanguinea*, *Sorbus aucupaia*) и образуют основу байрачных лесов Подуральского плато (*Populus tremula*, *Betula borysthenica*, *B. pubescens*). В современный период группировки свиты составляют основное ядро флоры осиново-березовых лесов западносибирской лесостепи. Эта свита близка к группе растительных сообществ, названных И. М. Крашенинниковым (1937) «плейстоценовой лесостепью».

Свита представлена видами с 4 типами ареалов: евразиатским (19; 59.3 %), европейским (8; 25 %), голарктическим (4; 12.5 %), древнесредиземноморским (1; 3.1 %).

4. Ольшаниковая свита

Виды ольшаниковой свиты отличаются повышенными требованиями к увлажнению и богатству почвы. Это ограничивает их распространение и обусловливает четкую приуроченность к долинам рек и днищам оврагов и балок. В настоящее время виды этой свиты представляют интразональные включения, связанные с особыми условиями водного режима.

На Общем Сырте и Подуральском плато представлено 7 видов этой свиты: *Aristolochia clematitis* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Humulus lupulus* L., *Solanum dulcamara* L., *Scrophularia nodosa* L., *Thalictrum flavum* L., *Urtica dioica* L.

Только в Атамановой балке (Оренбургская обл., около с. Рассыпное) на Общем Сырте произрастают: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Agrostis gigantea* Roth, *A. stolonifera* L., *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Equisetum sylvaticum* L., *Frangula alnus* Mill., *Galium pseudorivale* Tzvel., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Thelypteris palustris* Schott.

На Подуральском плато черная ольха отсутствует, хотя она еще встречается по поймам рек Илек и Утва, стекающих с этой возвышенности.

До Эмбенского плато виды из этой свиты не доходят.

Основу свиты составляют европейские виды, среди травянистых растений типичны голарктические и евразиатские виды с широким ареалом.

5. Бореально-ивняковая свита

Растения этой свиты характеризуются также большими требованиями к влажности почв, но приспособлены к бедности почв перегноем и намывными минеральными частицами. В исследуемом районе виды бореально-ивняковой свиты приурочены к днищам балок и оврагов.

Только на Общем Сырте из этой свиты встречаются *Chenopodium acerifolium* Andrz., *Cuscuta lupuliformis* Krock., *Lysimachia nummularia* L., *Padus avium* Mill., *Populus alba* L., *P. nigra* L., *Prunella vulgaris* L., *Salix alba* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. pentandra* L., *Ribes nigrum* L., *R. rubrum* L.

Общими для Общего Сырта и Подуральского плато являются 7 видов — *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Cuscuta monogyna* Vahl, *Epilobium tetragonum* L., *Galium spurium* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Salix triandra* L. и только тугайный вид *Clematis orientalis* L. произрастает по обрывам и крупным меловым оврагам Подуральского и Эмбенского плато.

Виды бореально-ивняковой свиты представлены следующими типами ареалов: европейским (4; 19 %), евросибирским (5; 23.8 %), евразиатским (6; 28.5 %), средиземноморским (2; 9.6 %), восточно-средиземноморским (1; 4.8 %), голарктическим (3; 14.3 %).

6. Гидрофитно-травяная свита

Виды этой свиты отличаются светолюбием и произрастают по днищам глубоких меловых оврагов и балок, а также около родников, ручьев и прудов.

Только на Общем Сырте произрастает 10 видов — *Alopecurus geniculatus* L., *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link, *Carex aquatilis* Wahlenb., *Cicuta virosa* L., *Galium uliginosum* L., *Mentha pulegium* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Petasites spurius* (Retz.) Reichenb., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Tussilago farfara* L.

Общие для Общего Сырта и Подуральского плато — *Alisma plantago-aquatica* L., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Butomus umbellatus* L., *Calamagrostis phragmitoides* C. Hartm., *Carex acuta* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Equisetum palustre* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Epilobium hirsutum* L., *E. palustre* L., *Juncus articulatus* L., *J. compressus* Jacq., *J. nastanthus* V. Krecz. et Gontsch., *J. sphaerocarpus* Nees, *Mentha aquatica* L., *Ononis arvensis* L., *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Mey. et Scherb., *Salvinia natans* (L.) All., *Scirpoides holoschoenus* (L.) Sojak, *Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel., *Sparganium emersum* Rehm., *S. erectum* L., *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L., *Veronica anagallis-aquatica* L.

Свойственны только Подуральскому плато 6 видов — *Juncus bufonius* L., *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Potamogeton pectinatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Scirpus lacustris* L.

Единственный вид из этой свиты, встречающийся на всех 3 возвышенностях, т. е. доходящий до Эмбенского плато, — *Carex riparia* Curt.

В сложении гидрофитно-травяной свиты принимают участие виды с 6 типами ареалов: евразиатским (16; 37.2%), голарктическим (13; 30.2%), европейским (7; 16.2%), плюрирегиональным (6; 13.9%), древнесредиземноморским (1; 2.3%) и средиземноморским (1; 2.3%).

7. Луговая свита

Мезофитные виды, образующие луговую свиту, произрастают по межгрядовым понижениям меловых ландшафтов, по днищам и в нижней части склонов меловых оврагов и балок, где больше увлажнения, тепла и минерального богатства почвы.

Только Общему Сырту свойственно 27 видов — *Agrostis tenius* Sibth., *A. vinealis* Schreb., *Allium schoenoprasum* L., *Alopecurus myosuroides* Huds., *A. pratensis* L., *Amoria fragifera* (L.) Roskov, *Bistorta major* S. F. Gray, *Carex leporina* L., *Draba nemorosa* L., *Elytrigia elongata* (Host) Nevski, *Equisetum pratense* Ehrh., *Geranium pratense* L., *Gnaphalium uliginosum* L., *Iris sibirica* L., *Lamium amplexicaule* L., *Pedicularis eriantha* (Boiss. et Buhse) T. N. Pop., *Plantago lanceolata* L., *Polygala vulgaris* L., *Potentilla intermedia* L., *Senecio fluviatilis* Wallr., *Silene repens* Patrin, *Sium latifolium* L., *S. sisaroideum* DC., *Teucrium scordium* L., *Trifolium medium* L., *Valeriana officinalis* L.

Следующие 22 вида произрастают на Общем Сырте и Подуральском плато: *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Amoria repens* (L.) C. Presl, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *B. riparia* (Rehm.) Holub, *Chenopodium polyspermum* L., *Equisetum arvense* L., *Erophila verna* (L.) Bess., *Geranium collinum* Steph., *Persicaria hydropiper* (L.) Spach, *Phleum* *pratense* L., *Poa pratensis* L., *Ranunculus repens* L., *R. sceleratus* L., *Rorippa brachycarpa* (C. A. Mey.) Hayek, *Sanguisorba officinalis* L., *Scutellaria dubia* Taliev et Sitj., *Senecio tataricus* Less., *Sonchus palustris* L., *Steris viscaria* (L.) Rafin., *Trifolium pratense* L., *Veronica spuria* L., *Vicia cracca* L.

Дифференциальные виды для Подуральского плато — *Achillea ptarmica* L., *Agrostis canina* L., *Athaea officinalis* L., *Androsace filiformis* Retz., *Artemisia abrotanum* L., *Barbarea vulgaris* R. Br., *Beckmannia eruciformis* (L.) Host, *Bidens cernua* L., *B. tripartita* L., *Carex muricata* L., *Crepis tectorum* L., *Dipsacus gmelinii* Bieb., *Euphorbia esula* L., *Euphrasia pectinata* Ten., *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra* L., *Inula britannica* L., *Lathyrus tuberosus* L., *Lycopus europaeus* L., *L. exaltatus* L. fil., *Lythrum salicaria* L., *Medicago lupulina* L., *Mentha arvensis* L., *Odontites vulgaris* Moench, *Plantago major* L., *Potentilla anserina* L., *P. reptans* L., *P. supina* L., *Ranunculus acris* L., *R. flammula* L., *Rumex acetosa* L., *R. confertus* Willd., *R. crispus* L., *R. stenophyllus* Ledeb., *Scutellaria galericulata* L., *Silaum silaus* (L.) Schinz et Thell., *Stachys palustris* L., *Stellaria graminea* L., *Triglochin palustre* L., *Veronica longifolia* L. При этом виды родов *Lycopus*, *Potentilla*, *Ranunculus*, *Trifolium*, *Scutellaria*, *Veronica* находятся здесь на юго-восточной границе ареала.

1 вид встречается на всех 3 возвышенностях — *Elytrigia repens* (L.) Nevski., a *Pulicaria vulgaris* Gaertn. — единственный вид, общий для Подуральского и Эмбенского плато, таким образом, до Эмбенского плато доходит 2 вида этой свиты.

Луговую свиту образуют виды с 6 видами ареалов. Ведущая роль принадлежит евразиатским (41; 44.5 %), европейским (23; 25 %) и голарктическим (20; 21.7 %) видам. Значительно меньше видов средиземноморского (4; 4.3 %), плюрирегионального (2; 2.2 %) и туранского (1; 1.1 %) типов ареалов.

8. Солончаково-луговая свита

Мы выделяем солончаково-луговую свиту, виды которой предпочитают засоленные местообитания вокруг прудов, ручьев, родников среди меловых возвышенностей.

Общими для Общего Сырта и Подуральского плато являются такие растения, как *Atriplex patula* (Litv.) Iljin, *Cirsium serrulatum* (Bieb.) Fisch., *Chartolepis intermedia* Boiss., *Glycyrrhiza echinata* L., *Juncus gerardii* Loisel., *Lepidium crassifolium* Waldst. et Kit., *L. latifolium* L., *Plantago cornuta* Gouan, *P. tenuiflora* Waldst. et Kit., *Rumex maritimus* L., *R. marschallianus* Reichenb.

На Подуральском плато к этим видам добавляются *Agrostis albida* Trin., *Arabidopsis toxophylla* (Bieb.) N. Busch, *Atriplex calotheca* (Rafn) Fries, *A. micrantha* C. A. Mey., *Cirsium acaule* Scop., *Crypsis alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad., *C. schoenoides* (L.) Lam., *Glaux maritima* L., *Hordeum bogdanii* Wilensky, *Juncus salsuginosus* Turcz. ex E. Mey., *Lotus corniculatus* L., *Lythrum nanum* Kar. et Kir., *L. virgatum* L., *Plantago maxima* Juss. ex Jacq., *Rumex ucranicus* Fisch. ex Spreng.

Эмбенского плато достигает всего 2 вида — *Juncus salsuginosus* и *Lythrum nanum*.

В свите представлены виды с 6 типами ареалов. Одинаковое число видов (по 8; 30.7 %) приходится на древнесредиземноморский и европейский типы, евразиатский представлен слабее (6; 23 %). Доля голарктического (2; 7.6 %), средиземноморского (1; 3.8 %) и туранского (1; 3.8 %) типов незначительна.

Ядро группы составляют понтические виды родов *Rumex* (3), *Plantago* (3), *Lythrum* (2) и среднесредиземноморские — *Atriplex* (3), *Lepidium* (2), *Juncus* (2).

9. Ковыльниковая свита

В ковыльниковую свиту входит большинство видов хорошо сформированных степных сообществ южных частей склонов меловых возвышенностей и их подножий, реже — петрофитных вариантов степей в верхних частях склонов и на вершинах холмов. К ней относятся ксерофильные виды из родов *Achillea*, *Artemisia*, *Astragalus*, *Dianthus*, *Erysimum*, *Euphorbia*, *Galium*, *Galatella*, *Salvia*, *Stipa* и др. Эта свита наиболее многочисленна на меловых обнажениях Северо-Западного Казахстана — 116 видов, почти половина которых — 53 вида — являются общими для Общего Сырта и Подуральского плато, а 16 видов обитают на всех 3 возвышенностях: *Artemisia austriaca* Jacq., *Crambe tatarica* Sebeok., *Dianthus ramosissimus* Pall ex Poir., *Echinops ruthenicus* Bieb., *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach, *E. triticeum* (Gaertn.) Nevski, *Euphorbia waldsteinii* (Sojak) Czer., *Festusa valesiaca* Gaud., *Galatella angustissima* (Tausch.) Novopokr., *Lepidium coronopifolium* Fisch. ex Ledeb., *Phlomis pungens* Willd., *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed., *Serratula erucifolia* (L.) Boiss., *Stipa capillata* L., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *Thymus marschallianus* Willd.

Только на Общем Сырте встречается 16 видов: *Ajuga chia* Schreb., *Astragalus austriacus* Jacq., *A. onobrychis* L., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Echium vulgare* L., *Medicago caerulea* Less. ex Ledeb., *Melilotus wolgicus* Poir., *Orobanche caesia* Reichenb., *O. lutea* Baumg., *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC., *Ranunculus polyrhizos* Steph., *Senecio vernalis* Waldst. et Kit., *Serratula lycopifolia* (Vill.) A. Kerner, *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb., *Valeriana tuberosa* L., *Veronica biloba* Schreb.

Дифференциальными видами Подуральского плато являются *Achillea setacea* Waldst. et Kit., *Astragalus helmii* Fisch., *A. kasachstanicus* Golosk., *A. sulcatus* L., *Camelina microcarpa* Andrz., *Centaurea trichocephala* Bieb., *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Bess., *Dianthus leptopetalus* Willd., *Erysimum leucanthemum* (Steph.) B. Fedtsch., *Inula germanica* L., *Lappula stricta* (Ledeb.) Guerke, *Orostachys thyrsiflora* Fisch., *Psammophiliella stepposa* (Klok.) Ikonn., *Seseli ledebourii* G. Don. fil., *Stipa korshinskyi* Roshev., *S. zalesskii* Wilensky, *Trinia kitaibelli* Bieb., *T. multicaulis* (Poir.) Schischk., *Tulipa biflora* Pall., *Verbascum phoeniceum* L.

До Эмбенского плато доходит 27 видов ковыльниковой свиты, из которых встречающихся только здесь всего 4 — *Allium rubens* Schrad. ex Willd., *Astragalus buchtormensis* Pall., *A. stenoceras* C. A. Mey., *Koeleria cristata* (L.) Pers.

Свиту образуют виды с 6 типами ареалов. Ведущая роль принадлежит европейским (34; 29 %) и древнесредиземноморским (33; 28.2 %) видам. Доля евразиатских несколько ниже (28; 23.9 %), причем преобладают собственно евразиатские (9; 7.6 %) виды. Особенностью ковыльниковой свиты является не только увеличение доли средиземноморских (11; 9.4 %) и туранских (9; 7.6 %), но и резкое уменьшение числа голарктических (1; 0.8 %) видов.

Основу ковыльниковой свиты составляют древнесредиземноморские злаки *Festuca valesiaca*, *Eremopyrum orientale*, *E. triticeum*, виды рода *Stipa* и др. Среди видов этой свиты встречаются понтическо-заволжско-казахстанские и понтическо-средиземноморские виды. Следует отметить слабую представленность туранского типа.

10. Южно-степная свита

Из ковыльниковой свиты, в понимании Г. М. Зозулина, мы выделяем небольшую группу видов в особую южно-степную свиту, состоящую из видов 4 типов ареалов: древнесредиземноморского (5; 33.3 %), евразиатского (5; 33.3 %), понтического (3; 20 %), средиземноморского (2; 13.4 %). Они встречаются в степных сообществах, сформированных видами ковыльниковой свиты, но, кроме того, играют большую роль в сообществах вне пределов меловых возвышенностей в переходной полосе между степной зоной и зоной северных пустынь.

Общими для 3 меловых возвышенностей являются *Poa bulbosa* L. и *Tulipa gesneriana* L. 4 вида — общие для Общего Сырта и Подуральского плато — *Conringia orientalis* (L.) Dumort., *Geranium tuberosum* L., *Nepeta pannonica* L., *Orthantha lutea* (L.) A. Kerner ex Wettst., а для Подуральского и Эмбенского плато общих видов 3 — *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Catabrosella humilis* (Bieb.) Tzvel., *Thesium multicaule* Ledeb.

Trigonella arcuata C. A. Mey. — единственный вид, встречающийся только на Общем Сырте.

На Подуральском плато кроме перечисленных видов встречаются *Eragrostis collina* Trin. и *Lepidium perfoliatum* L.

Только на Эмбенском плато отмечены *Carex pachystylis* J. Gay, *Iris tenuifolia* Pall., *Trigonella orthoceras* Kar. et Kir. — все виды, характерные уже для зоны северных пустынь.

11. Кустарниково-степная свита

Кустарниково-степная свита объединяет степные виды, характеризующиеся светолюбием и повышенными требованиями к теплу и влаге. Для травостоя характерны виды, переносящие летнюю засуху в виде луковиц (виды родов *Allium*, *Fritillaria*, *Gagea*, *Tulipa*). Виды этой свиты приурочены к северным и западным склонам меловых возвышенностей, иногда переходят в пологие балки и в межгрядовые понижения.

4 кустарника — *Amygdalus nana* L., *Lonicera tatarica* L., *Rhamnus cathartica* L., *Spiraea hypericifolia* L. — характерны для всех 3 возвышенностей. Основу кустарниковых степей Общего Сырта и Подуральского плато образует локальный нижневолжский вид *Crataegus ambigua* C. A. Mey. ex A. Beck., типичный для всех меловых обнажений этих возвышенностей. Набор кустарников здесь пополняют *Caragana frutex* (L.) C. Koch, *Cerasus fruticosa* Pall., *Prunus spinosa* L., *Spiraea crenata* L., а на Подуральском плато еще и *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.

На всех 3 возвышенностях распространены *Artemisia dracunculus* L. и *Centaurea ruthenica* Lam. Около трети видового состава кустарниково-степной свиты приходится на виды, общие для Общего Сырта и Подуральского плато: *Allium decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. fil., *Androsace elongata* L., *Chaerophyllum prescottii* DC., *Chenopodium foliosum* Aschers., *Elaeosticta lutea* (Hoffm.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov, *Eremogone graminea* (C. A. Mey.) C. A. Mey., *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Gagea minima* (L.) Ker-Gawl., *Melica altissima* L., *Pastinaca clausii* (Ledeb.) M. Pimen., *Potentilla canescens* Bess., *Veronica austriaca* L. Лишь *Leonurus glaucescens* Bunge встречается и на Подуральском, и на Эмбенском плато.

Что касается дифференциальных видов, то на Общем Сырте таких 5 — *Dianthus pallens* Smith, *Myosotis micrantha* Pall. ex Lehm., *Salvia nutans* L., *Veronica multifida* L., *Vincetoxicum rossicum* (Kleop.) Barbar.; на Подуральском плато 4 — *Dracocephalum thymiflorum* L., *Securigera varia* (L.) Lassen, *Taraxacum serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir., *Tulipa patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil., а на Эмбенском плато только *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. fil.

В кустарниково-степную свиту входят виды с 6 типами ареалов. Доминирующую роль играют евразиатские (13; 37 %) и европейские (13; 37 %) виды. Доля остальных — древнесредиземноморских (4; 11.4 %), средиземноморских (2; 5.7 %), туранских (2; 5.7 %) и голарктических (1; 2.8 %) видов незначительна.

Травостой представлен понтическо-заволжско-казахстанскими (*Elaeosticta lutea*, *Pastinaca clausii*), а также понтическими видами, представляющими пестрое разнотравье (*Centaurea ruthenica*, *Dianthus pallens*, *Salvia nutans*, *Vincetoxicum rossicum*).

12. Лугово-степная свита

Виды лугово-степной свиты произрастают по оврагам и балкам, прорезающим меловые возвышенности, где занимают преимущественно склоны различных экспозиций, иногда переходят к днищу и бровке. Большинство этих видов можно встретить в других местообитаниях меловых ландшафтов, что свидетельствует о большой пластичности видов этой свиты.

Общими для всех 3 возвышенностей являются 11 видов: *Asparagus officinalis* L., *Centaurea scabiosa* L., *Gypsophila paniculata* L., *Eryngium planum* L., *Fritillaria meleag-*

roides Patrin ex Schult. et Schult. fil., *Linaria vulgaris* Mill., *Medicago falcata* L., *Pedicularis dasystachys* Schrenk, *Senecio jacobaea* L.

До Эмбенского плато доходит еще 2 вида — *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski и *Leonurus quinquelobatus* Gilib.

Только на Общем Сырте встречаются *Alchemilla sarmatica* Juz., *Allium angulosum* L., *A. carinatum* L., *Anemone sylvestris* L., *Astragalus wolgensis* Bunge, *Campanula wolgensis* P. Smirn., *Carduus thoermeri* Weinm., *Dracocephalum ruyschiana* L., *Iris aphylla* L., *Origanum vulgare* L., *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Senecio intergrifolius* (L.) Clairv.

На Общем Сырте и Подуральском плато обитают такие виды, как *Adonis vernalis* L., *Aster amellus* L., *Dianthus campestris* Bieb., *Echinops sphaerocephalus* L., *Eryngium campestre* L., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Festuca pseudovina* Hack. ex Weisb., *Lathyrus pratensis* L., *Potentilla recta* L., *Scabiosa ochroleuca* L., *Seseli libanotis* (L.) Koch, *Verbascum orientale* (L.) All., *Xanthoselinum alsaticum* (L.) Schur. и мн. др.

Только Подуральскому плато свойственны *Cynoglossum officinale* L., *Glycyrrhiza uralensis* Fisch., *Euphorbia uralensis* Fisch. ex Link, *Inula salicina* L., *Nepeta pannonica* L., *Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab., *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey., *Phlomoides tuberosa* (L.) Moench, *Pimpinella saxifraga* L., *Plantago urvillei* Opiz, *Poa angustifolia* L., *Rumex thyrsiflorus* Fingerh., *Silene wolgensis* (Hornem.) Bess. ex Spreng., *Veronica spicata* L.

Ведущая роль в составе лугово-степной свиты принадлежит видам с евразиатским типом ареала (37; 43.5 %); 2-е место занимают европейские (24; 28.2 %), а 3-е — древнесредиземноморские (9; 10.5 %) виды.

В лугово-степной свите наблюдается пестрое сочетание евразиатских, евросибирских, понтических, европейских, голарктических видов.

13. Галофитно-пустынно-степная свита

В эту свиту включаются виды, произрастающие на солонцах и солончаках. Галофитное разнотравье состоит из представителей родов *Atriplex* (4 вида), *Leymus* (4), *Limonium* (9), *Petrosimonia* (3), *Puccinellia* (3), *Salsola* (4), *Suaeda* (9) и др.

Общими видами для 3 возвышенностей являются *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Atriplex sphaeromorpha* Iljin, *Glycyrrhiza glabra* L., *Limonium suffruticosum* (L.) O. Kuntze, *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge, *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Tamarix ramosissima* Ledeb.

На Общем Сырте видовой состав свиты представлен общими для всех возвышенностей видами, а также *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl., *Atriplex littoralis* L., *A. patens* (Litv.) Iljin, *Cynanchum acutum* L., *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze, *L. sareptanum* (A. Beck.) Gams, *Ofaiston monandrum* (Pall.) Moq., *Plantago salsa* Pall., *Tamarix laxa* Willd.

Ряд видов этой свиты является общим для Подуральского и Эмбенского плато: *Cistanche salsa* (C. A. Mey.) G. Beck, *Frankenia hirsuta* L., *F. pulverulenta* L., *Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., *Leymus angustus* (Trin.) Pilg., *L. paboanus* (Claus) Pilg., *Limonium caspium* (Willd.) Gams, *Palimbia salsa* (L. fil.) Bess., *Puccinellia dolicholepis* V. Krecz., *Salicornia europaea* L., *Salsola nitraria* Pall. и др.

Дифференциальными видами Подуральского плато являются *Leymus milticaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel., *Limonium otolepis* (Schrenk) O. Kuntze, *L. platyphyllum* Lincz., *Nitraria schoberi* L., *Petrosimonia monandra* (Pall.) Bunge, *Salsola foliosa* (L.) Schrad., *S. mutica* C. A. Mey., *S. soda* L., *Saussurea salsa* (Pall. ex Bieb.) Spreng., *Suaeda acuminata* (C. A. Mey.) Moq., *S. altissima* (L.) Pall., *S. confusa* Iljin, *S. dendroides* (C. A. Mey.) Moq., *S. heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge, *S. linifolia* Pall., *S. physophora* Pall., *S. salsa* (L.) Pall., *Tamarix gracilis* Willd., *Triglochin maritimum* L.

Только на Эмбенском плато произрастают *Inula caspica* Blum ex Ledeb., *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb., *Lycium ruthenicum* Murr., *Scorzonera pusilla* Pall., *Suaeda microphylla* Pall., *Zygophyllum turcomanicum* Fisch. ex Bunge.

Ведущая роль в составе свиты принадлежит видам с древнесредиземноморским типом ареала (24; 40.6 %), из них собственно древнесредиземноморские составляют 10 видов, или 32.2 %. 2-е место занимают виды туранского типа (12; 20.3 %): это арало-каспийские (*Inula caspica*, *Lycium ruthenicum* и др.), заволжско-казахстанские (*Ofaiston monandrum*), прикаспийские (*Suaeda dendroides*, *Petrosimonia monandra*) виды. На 3-м месте находятся виды с евразиатским (6; 10.1 %) типом ареала. Доля средиземноморских (5; 8.4 %) и голарктических (3; 5 %) видов незначительна.

14. Псаммофитно-степная свита

В эту свиту входят псаммофиты, произрастающие по склонам, днищам и конусам выноса оврагов и балок, прорезающих меловые возвышенности.

Общими видами 3 возвышенностей являются *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq., *Allium caspium* (Pall.) Bieb., *Artemisia campestris* L., *A. scoparia* Waldst. et Kit., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Jurinea arachnoidea* Bunge.

Видовой состав свиты на Общем Сырте и Подуральском плато сходный: *Agropyron fragile* (Roth) P. Candargy, *Anthemis tinctoria* L., *Argusia sibirica* (L.) Dandy, *Artemisia arenaria* DC., *Astragalus henningii* (Stev.) Klok., *A. subuliformis* DC., *Carex colchica* J. Gay, *Centaurea arenaria* Bieb., *Chamaecytisus borysthenicus* (Grun.) A. Klaskova, *Chondrilla ambigua* Fisch. ex Kar. et Kir., *Corispermum hyssopifolium* L., *C. nitidum* Kit. ex Schult., *Dodartia orientalis* L., *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv., *Euphorbia seguieriana* Neck., *Jurinea polyclonos* (L.) DC., *Lappula patula* (Lehm.) Menyharth, *Leymus arenarius* (L.) Hochst., *L. racemosus* (Lam.) Tzvel., *Onobrychis tanaitica* Spreng., *Onosma tinctoria* Bieb., *Polygonum arenarium* Waldst. et Kit., *P. patulum* Bieb., *Scorzonera ensifolia* Bieb., *Syrenia montana* (Pall.) Klok.

Несколько видов объединяют Подуральское и Эмбенское плато: *Astragalus varius* S. G. Gmel., *Senecio noëanus* Rupr., *Silene borysthenica* (Grun.) Walters.

Дифференциальные виды Общего Сырта — *Astragalus onobrychis* L., *Corispermum orientale* Lam., *Onosma polychroma* Klok. ex M. Pop., *Secale sylvestre* Host., *Tragopogon ruthenicus* Bess. ex Krasch. et S. Nikit.

Только на Подуральском плато обитают *Astragalus dolichophyllus* Pall., *Isatis costata* C. A. Mey., *Kochia lanifolia* (S. G. Gmel.) Borb., *Plantago scabra* Moench, *Polypogon maritimus* Willd., *Syrenia cana* (Pill. et Mitt.) Neilr., *S. siliculosa* (Bieb.) Andrz.

Только на Эмбенском плато отмечены *Astragalus longipetalus* Chater, *Inula sabuletorum* Czern. ex Lavr., *Linaria odora* (Bieb.) Fisch.

В эту свиту входят виды с 6 типами ареалов. Доминируют европейские (17; 34 %) и евразиатские (13; 26 %) виды. Почти одинаковое количество видов древнесредиземноморских (8; 16 %) и средиземноморских (7; 14 %), доля оставшихся туранских (3; 6 %) и голарктических (2; 4 %) невелика.

15. Тимьянниковая свита

Виды этой свиты занимают преимущественно открытые хорошо прогреваемые меловые склоны в пределах степной зоны, что свидетельствует об их крайней сухолюбивости. Так как тимьянниковая свита наиболее многочисленна и играет важную роль в составе флоры меловых возвышенностей, распределение входящих в нее видов по 3 возвышенностям приведено в виде табл. 1.

Природная среда меловых возвышенностей — специфический субстрат засушливых местообитаний, неустойчивый снежный покров — ведет к присутствию на этих ландшафтах многих типов жизненных форм. Здесь есть кустарники, полукустарники, кустарнички, полукустарнички, подушковидные, луковичные, травы. Развиваются специфические типы «перекати-поле».

ТАБЛИЦА 1

Список видов тимьянниковой свиты

Виды	Общий Сырт	Подуральское плато	Эмбенское плато
Allium globosum Bieb. ex Redoute	+	+	—
A. inaequale Janka	+	—	—
A. inderiense Fisch. ex Bunge	—	+	+
A. strictum Schrad.	—	+	+
Alyssum lenense Adams	+	+	—
A. tortuosum Waldst. et Kit. ex Willd.	+	+	—
Anabasis cretacea Pall.	+	+	+
Anthemis trotzkiana Claus	+	+	+
Artemisia lessingiana Bess.	—	+	—
A. salsoloides Willd.	+	+	—
Asparagus inderiensis Blum. ex Pacz.	—	+	+
Asperula danilewskiana Basin.	+	+	—
Astragalus albicaulis DC.	+	+	+
A. amarus Pall.	+	+	+
A. arcuatus Kar. et Kir.	—	+	—
A. brachylobus Fisch.	+	+	+
A. macropus Bunge	—	+	+
A. mugodsharicus Bunge	—	+	+
A. physocarpus Ledeb.	—	+	+
A. rupifragus Pall.	—	+	—
A. subarcuatus M. Pop.	—	—	+
A. temirensis M. Pop.	—	—	+
A. tenuifolius L.	+	+	—
A. zingeri Korsh.	—	+	—
Atraphaxis decipiens Jaub. et Spach.	—	—	+
A. frutescens (L.) C. Koch.	+	+	—
Centaurea carbonata Klok.	+	+	—
C. kasakorum Iljin	+	+	+
C. sibirica L.	+	+	—
Cephalaria uralensis (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult.	—	+	—
Clausia aprica (Steph.) Korn.-Tr.	—	+	—
Convolvulus fruticosus Pall.	—	+	+
C. lineatus L.	+	+	—
Cousinia astracanica (Spreng.) Tamamsch.	—	+	—
Crambe aspera Bieb.	+	+	—
C. litvinowii K. Gross	—	+	—
Dianthus capitatus Balb. ex DC.	+	+	—
D. rigidus Bieb.	+	+	+
Echinops meyeri (DC.) Iljin	+	+	+
Ephedra distachya L.	+	+	+
Eremogone koriniana (Fisch. ex Fenzl) Ikonn.	+	+	+
Erucastrum armoracioides (Czern. ex Turcz.) Cruchet	+	+	—
Ewersmannia subspinosa (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch.	—	—	+
Ferula nuda Spreng.	—	+	—
F. tatarica Fisch. ex Spreng.	+	+	+
Gagea bulbifera (Pall.) Salisb.	+	+	—
Galatella divaricata (Fisch. ex Bieb.) Novopokr.	+	+	+
G. trinervifolia (Less.) Novopokr.	+	—	—
Galium ruthenicum Willd.	+	+	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Общий Сырт	Подуральское плато	Эмбенское плато
Glaucium corniculatum (L.) J. Rudolph	—	+	—
Glycyrrhiza aspera Pall.	—	+	+
Goniolimon elatum (Fisch. ex Spreng.) Boiss.	+	+	—
Gypsophila diffusa Fisch. et C. A. Mey. ex Rupr.	—	+	—
G. patrinii Ser.	—	+	+
Hedysarum gmelinii Ledeb.	—	+	—
H. grandiflorum Pall.	+	+	—
H. razoumovianum Fisch. et Helm	—	+	—
Iris pumila L.	+	+	—
Jurinea kirghisorum Janisch.	—	+	—
Koeleria sclerophylla P. Smirn.	—	+	—
Lepidium meyeri Claus	+	+	+
L. songaricum Schrenk	—	—	+
Limonium macrorhizon (Ledeb.) O. Kuntze	—	+	—
Linaria cretacea Fisch. ex Spreng.	+	+	+
L. genistifolia (L.) Mill.	+	+	—
Linum flavum L.	+	+	—
L. perenne L.	+	+	—
L. tauricum Willd.	+	+	—
Matthiola fragrans Bunge	+	+	+
M. odoratissima (Bieb.) R. Br.	—	+	+
M. robusta Bunge	—	—	+
M. tatarica (Pall.) DC.	—	+	+
Onosma staminea Ledeb.	—	—	+
Orobanche purpurea Jacq.	+	—	—
Oxytropis cretacea Basil.	—	+	—
O. spicata (Pall.) O. et B. Fedtsch.	—	+	—
Pachypterygium multicaule (Kar. et Kir.) Bunge	—	+	+
Pedicularis verticillata L.	—	+	—
Peucedamun ruthenicum Bieb.	+	+	—
Picris hieracioides L.	+	+	—
Pimpinella titanophila Woronow	+	+	—
Psathyrostachys juncea (Fisch.) Nevski	—	+	+
Pseudosedum lievenii (Ledeb.) Berger	—	+	+
Reseda lutea L.	+	+	—
Rhammatophyllum frutex Botsch. et Vved.	—	+	+
Rubia cretacea Pojark.	—	—	+
Salvia aethiopis L.	—	+	—
Scabiosa isetensis L.	+	+	+
Seseli glabratum Willd. ex Spreng.	—	+	+
S. tortuosum L.	—	+	—
Serratula dissecta Ledeb.	—	—	+
Sideritis montana L.	+	—	—
Silene chlorantha (Willd.) Ehrh.	—	+	—
S. cretacea Fisch. ex Spreng.	—	+	—
S. hellmannii Claus	—	+	+
S. suffrutescens Bieb.	+	+	—
Sterigmostemum tomentosum (Willd.) Bieb.	—	+	—
Suchtelenia calycina (C. A. Mey.) A. DC.	—	—	+
Tanacetum kittaryanum (C. A. Mey.) Tzvel.	+	—	—
T. millefolium (L.) Tzvel.	+	+	+
Trinia hispida Hoffm.	+	+	—

Виды	Общий Сырт	Подуральское плато	Эмбенское плато
Trinia muricata Godet	+	+	—
Thymus guberlinensis Iljin	—	+	+
T. kirgisorum Dubjan.	—	+	+
Vincetoxicum intermedium Taliev	—	+	—
V. stepposum (Pobed.) A. et D. Love	—	+	—
Zygophyllum pinnatum Cham.	—	+	+
Итого видов:	52	92	48

Эта свита представлена видами с 6 типами ареалов. Ведущая роль принадлежит туранским видам (34; 31.4 %). Собственно арало-каспийские виды составляют 12 %, на 2-м месте — евразиатские (26; 24 %), на 3-м — европейские (22; 20.3 %) виды, далее древнесредиземноморский (16; 14.8 %). Видов средиземноморского (7; 6.4 %) и голарктического (3; 2.7 %) типов мало.

Ядро тимьянниковой свиты образуют древнесредиземноморские виды, например *Allium globosum*, *Astragalus brachylobus*, *Ephedra distachya*, *Hedysarum grandiflorum*, *Silene suffrutescens* и др. Среди европейского типа ареала выделяются понтические виды (13; 12 %) *Dianthus rigidus*, *Iris pumila*, *Linum flavum*, *Serratula dissecta* и др.

Тимьянниковая свита сформирована не только видами с широкими ареалами — здесь идет локальное образование заволжско-казахстанских (*Arenaria koriniana*, *Ferula nuda*, *Oxytropis cretacea*, *Trinia muricata* и др.), нижнезаволжских (*Crambe aspera*, *Galatella trinervifolia* и др.), мугоджарских (*Astragalus mugodscharicus*, *A. temirense*, *A. subarcuatus*), заволжских (*Hedysarum razoumovianum*), северо-прикаспийских (*Onosma stamineum*), прикаспийских (*Jurinea kirghisorum*), западно-казахстанских (*Rubia cretacea*) видов.

16. Северотуранско-полукустарничково-пустынная свита

Ядро свиты образуют туранские полукустарнички, а также подушковидные полукустарнички. Это виды, приуроченные по большей части к эродированным участкам склонов меловых возвышенностей, реже — к свежим ложбинам стока с возвышенностей. Значительная часть их — характерные виды сообществ северных пустынь. Среди видов свиты отмечены редкие биоморфы: клубнеобразующие поликарпики (*Eremostachys tuberosa* (Pall.) Bunge, *Scorzonera tuberosa* Pall.), «перекати-поле» (*Salsola collima* Pall., *Zygophyllum fabago* L., *Atriplex tatarica* L.), растения с колючими листьями (*Caragana balchaschensis* (Kom.) Pojark., *Lagochilus acutilobus* (Ledeb.) Fisch. et C. A. Mey.), клубнекорневые (*Leontice incerta* Pall.).

Общими видами для 3 возвышенностей являются *Alyssum turkestanicum* Regel et Schmalh., *Anabasis aphylla* L., *Artemisia lerchiana* Web., *A. pauciflora* Web., *Atraphaxis spinosa* L., *Atriplex cana* C. A. Mey., *Camphorosma lessingii* Litv., *C. monspeliaca* L., *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge, *Salsola laricina* Pall., *S. collina* Pall., *Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Sch. Bip.

Виды, общие для Общего Сырта и Подуральского плато — *Atriplex tatarica*, *Bassia hirsuta* (L.) Aschers., *B. hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze, *B. sedoides* (Pall.) Aschers., *Cardaria repens* (Schrenk) Jarm., *Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Meniocus linifolius* (Steph.) DC., *Rindera tetraspis* Pall.

Виды, общие для Подуральского и Эмбенского плато, — *Anabasis eriopoda* (Schrenk) Benth. ex Volkens, *A. salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens, *Artemisia terrae-albae* Krasch., *A. juncea* Kar. et Kir., *A. gracilescens* Krasch. et Iljin, *Capparis herbacea* Willd., *Caragana balchaschensis*, *Dichoglottis linearifolia* Fisch. et C. A. Mey., *Litwi-*

nowia tenuissima (Pall.) Woronow ex Pavl., *Peganum harmala* L., *Plantago lessingii* Fisch. et C. A. Mey., *Polygonum floribundum* Schlecht. ex Spreng., *Rheum tataricum* L. fil., *Salsola tamariscina* Pall., *Scorzonera tuberosa* Pall., *Strigosella africana* (L.) Botsch., *Tauscheria lasiocarpa* Fisch. ex DC., *Zygophyllum fabago.*

1 вид — *Euclidium syriacum* (L.) R. Br. произрастает на Общем Сырте и Эмбенском плато.

Только на Подуральском плато отмечены *Asparagus brachylobus* Fisch., *A. polyphyllus* Stev., *Astragalus physodes* L., *Hyoscyamus pusillus* L., *Krascheninnikovia pungens* (M. Pop.) Czer., *Lagochilus acutilobus*, *Lappula diploloma* (Schrenk) Guerke, *Megacarpaea megalocarpa* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch., *Petrosimonia glaucescens* (Bunge) Iljin, *Ranunculus platyspermus* Fisch. ex DC.

На Эмбенском плато представлен своеобразный видовой состав, куда входят *Anabasis brachiata* Fisch. et C. A. Mey. ex Kar. et Kir., *A. truncata* (Schrenk) Bunge, *Asparagus breslerianus* Schult. ex Schult. fil., *Astragalus commixtus* Bunge, *A. erioceras* Fisch. et C. A. Mey. ex Ledeb., *A. laniginosus* Kar. et Kir., *A. lasiophyllus* Ledeb., *A. salsugineus* Kar. et Kir., *Atriplex pungens* Trautv., *Diptychocarpus strictus* (Fisch. ex Bieb.) Trautv., *Eremostachys tuberosa* (Pall.) Bunge, *Heterocaryum rigidum* A. DC., *Goldbachia laevigata* (Bieb.) DC., *Leontice incerta*, *Medicago trautvetteri* Sumn., *Nonea caspica* (Willd.) G. Don. fil., *Rochelia retorta* (Pall.) Lipsky, *Salsola arbuscula* Pall.

Свиту образуют виды с 6 типами ареалов. Ведущую роль играют древнесредиземноморские (31; 44.2 %), 2-е место занимает локальная туранская группа видов (20; 29 %). Далее — евразиатские (10; 14.2 %) и средиземноморские (5; 7.1 %), одинаковое число видов приходится на европейские (2; 2.8 %) и голарктические (2; 2.8 %) виды.

В пределах этой свиты выделяется псаммофитная группа, основу которой составляют *Alhagi pseudalhagi* (Bieb.) Fisch., *Carex physodes* Bieb., *Ceratocephala testiculata* (Cranz) Bess., *Ceratocarpus arenarius* L., *Ferula caspica* Bieb., *Stipagrostis pennata* (Trin.) de Winter.

17. Антропогенная свита

В эту свиту объединяются виды, которые связаны с антропогенной трансформацией экотопов. Виды свиты различны по происхождению, способу заноса и времени проникновения, а также степени натурализации на данной территории. При классификации антропогенной фракции флоры мы применяем систему Р. И. Бурды (1991) и выделяем следующие группы.

1. Адвентивные виды, встречающиеся в естественных фитоценозах (агриофиты) — *Acroptilon repens* (L.) DC., *Arctium lappa* L., *A. tomentosum* Mill., *Asperugo procumbens* L., *Atriplex hortensis* L., *A. oblongifolia* Waldst. et Kit., *Berteroa incana* (L.) DC., *Bromus arvensis* L., *Carduus crispus* L., *Chenopodium glaucum* L., *C. hybridum* L., *C. rubrum* L., *C. urbicum* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Conium maculatum* L., *Consolida orientalis* (J. Gay) Schroding., *Eragrostis minor* Host., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Leonurus cardiaca* L., *Polygonum aviculare* L., *Saponaria officinalis* L., *Stachys recta* L., *Viola arvensis* Murr. и др.

2. Адвентивные растения, не входящие в естественные ценозы по способу заноса, подразделяются на случайно занесенные с различной степенью экспансии — аколютофиты и ксенофиты (*Arctium tomentosum* Mill., *Atriplex hortensis* L., *Chenopodium urbicum* L., *Conium maculatum* L., *Leonurus cardiaca* L.) и дичающие из культуры — эргазиофиты (*Abutilon theophrasti* Medik., *Acer negundo* L., *Amoria hybrida* (L.) Sojak, *Cannabis sativa* L., *Caragana arborescens* Lam., *Cichorium inthybus* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *E. argentea* Pursh, *Fagopyrum esculentum* Moench, *Fraxinus americana* L., *Medicago sativa* L., *Melilotus albus* Medik., *M. officinalis* (L.) Pall., *Sambucus nigra* L., *Secale cereale* L., *Triticum durum* Desf., *Ulmus pumila* L.). По времени проникновения на данную территорию они делятся на археофиты и неофиты. К археофитам относятся *Abutilon theophrasti*, *Astragalus cicer* L., *Camelina sativa* (L.) Crantz, *Cannabis*

ТАБЛИЦА 2

Число видов меловой флоры в эколого-исторических свитах Северо-Западного Казахстана

Эколого-исторические свиты	Северо-Западный Казахстан		Общий Сырт		Подуральское плато		Эмбенское плато	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Неморальная	33	3.5	33	5.8	10	1.3	0	—
Боровая	32	3.4	31	5.5	19	2.5	0	—
Березняковая	32	3.4	21	3.7	24	3.2	2	0.8
Ольшаниковая	16	1.7	16	2.8	7	0.9	0	—
Бореально-ивняковая	21	2.2	20	3.5	8	1.0	1	0.4
Гидрофитно-травяная	43	4.5	36	6.4	32	4.3	1	0.4
Луговая	92	9.8	50	8.8	64	8.6	2	0.8
Солончаково-луговая	26	2.8	11	1.9	26	3.5	2	0.8
Ковыльниковая	117	12.5	87	15.4	98	13.3	27	12.0
Южно-степная	15	1.6	7	1.2	12	1.6	8	3.5
Кустарниково-степная	35	3.7	28	4.9	29	3.9	8	3.5
Лугово-степная	85	9.1	69	12.2	73	9.9	11	4.9
Галофитно-пустынно-степная	59	6.2	16	2.8	50	6.7	31	13.8
Псаммофитно-степная	50	5.3	37	6.5	43	5.8	13	5.8
Тимьянниковая	108	11.5	52	9.2	92	12.5	48	21.4
Северотуранско-полукустарничково-пустынная	84	9.0	27	4.7	56	7.5	61	23.4
Антропогенная	90	9.7	21	3.7	93	12.6	9	4.0
Итого видов:	938	100	562	100	736	100	224	100

sativa L., *Chenopodium album* L., *Consolida regalis* S. F. Gray, *Descurainia sophia* (L.) Webb. ex Prantl, *Hyoscyamus niger* L., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Solanum nigrum* L., *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz и др. К неофитам мы относим *Amaranthus albus* L., *A. blitoides* S. Wats., *A. blitum* L., *A. retroflexus* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Xanthium spinosum* L., *X. strumarium* L. и др.

Соотношение всех свит по числу входящих в них видов меловой флоры представлено в табл. 2. Как видно из табл. 2, в общем спектре всех видов, зарегистрированных на меловых возвышенностях Северо-Западного Казахстана, самый высокий процент (117; 12.5 %) занимают представители ковыльниковой свиты, так как именно эта свита является зональной. На 2-е место выходят виды тимьянниковой свиты (108; 11.5 %), являющиеся ядром специфической «меловой» растительности. 3-е место занимают виды луговой свиты (92; 9.8 %), далее идет лугово-степная (85; 9 %). Вероятно, это свидетельствует о значительной роли лесных и лугово-степных сообществ в ранее менее нарушенном растительном покрове региона, а, кроме того, виды этих свит легко проникают в другие сообщества. Виды северотуранско-полукустарничково-пустынной свиты свидетельствуют о близости к границам северных пустынь и о возможном более широком их сплошном ареале на территории сухих степей. Незначительное число видов гидрофитно-травяной и галофитно-пустынно-степной свит объясняется тем, что родников, ручьев, оврагов и балок, прорезающих меловые возвышенности, не так много. Среди лесных свит сохраняется почти одинаковое количество видов неморальной (33), боровой (32) и березняковой (32) свит, зато сокращается количество видов бореально-ивняковой (21) и ольшаниковой (16) свит. Малое число лесных видов свидетельствует, с одной стороны, о сохранении в байрочных дубравах и осиновых леских единого неморального ядра, с другой — о деградации лесков на границе их юго-восточного ареала.

Число видов лесных свит уменьшается с продвижением от Общего Сырта к Подуральскому плато. Так, в неморальной свите их число уменьшается от 33 до 10, в боровой свите — от 31 до 19, в ольшаниковой — от 16 до 7, в бореально-ивняковой — от 20 до 8. В то же время на Подуральском плато число видов березняковой свиты наоборот увеличивается от 21 до 24 видов. Число видов степных и луговых свит также возрастает от Общего Сырта к Подуральскому плато: в ковыльниковой свите от 87 до 98, в галофитной — от 16 до 50, в тимьянниковой — от 52 до 92 видов и т. д. И в то же время с продвижением к Эмбенскому плато в этих свитах происходит общее снижение числа видов.

Все вышесказанное позволяет думать, что восточная граница европейских заволжско-казахстанских степных флор идет по юго-восточной части Подуральского плато, а в более южных районах — по Эмбенскому плато и Мугоджарам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев, 1991. 168 с.

Зозулин Г. М. Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном заповеднике // Тр. Центрально-Черноземного заповедника. Курск, 1955. С. 102—234.

Зозулин Г. М. Анализ лесной растительности степной части бассейна р. Дон (Ростовская и Волгоградская области): Дис. ... д-ра биол. наук. Ростов-на-Дону, 1969. 1027 с.

Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 1. С. 23—33.

Зозулин Г. М. Исторический анализ лесной растительности степной части бассейна Дона // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 1. С. 39—77.

Иванов В. В. Губоцветные Северного Прикаспия // Матер. по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л., 1966а. Вып. 2. Ч. 2. С. 64—136.

Иванов В. В. Сложноцветные Северного Прикаспия // Матер. по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л., 1966б. Вып. 2. Ч. 3. С. 1—142.

Иванов В. В. Определитель некоторых водных высших растений Северного Прикаспия // Матер. по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л., 1968а. Вып. 4. Ч. 1. С. 2—53.

Иванов В. В. Осоковые Северного Прикаспия // Матер. по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л., 1968б. Вып. 3. Ч. 2. 110 с.

Иванов В. В. Лютиковые Северного Прикаспия // Матер. по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л., 1971а. Вып. 5. Ч. 1. С. 2—68.

Иванов В. В. Розоцветные Северного Прикаспия // Матер. по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л., 1971б. Вып. 5. Ч. 2. С. 2—78.

Иванов В. В. Мелкие семейства флоры Северного Прикаспия (амариллисовые—гераниевые) // Матер. по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л., 1972а. Вып. 6. Ч. 1. С. 1—41.

Иванов В. В. Мелкие семейства флоры Северного Прикаспия (горечавковые—кутровые) // Матер. по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л., 1972б. Вып. 6. Ч. 2. С. 43—186.

Иванов В. В. Крестоцветные Северного Прикаспия // Ботаническая география Северного Прикаспия. Л., 1974. С. 30—114.

Иванов В. В. Ластовневые—портулаковые Северного Прикаспия // Флора и растительность Северного Прикаспия. Л., 1975. С. 3—97.

Иванов В. В. Бурачниковые Северного Прикаспия // Ботаническая география Северного Прикаспия. Л., 1977а. С. 98—149.

Иванов В. В. Резедово-ягодковые Северного Прикаспия // Ботаническая география Северного Прикаспия. Л., 1977б. С. 3—64.

Иванов В. В. Определитель растений Северного Прикаспия (маревые, лилейные). Л., 1989. 96 с.

Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. бот. 1937. № 4. С. 16—45.

SUMMARY

17 ecological-floristic species complexes are distinguished within the flora of the North-Western Kazakhstan, 2 of them being described for the first time. All the species of the flora are subdivided between the species complexes. For the every complex the types of geographical ranges of its components are cited.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26:581.4

© **И. В. Стоник, Н. А. Айздайчер**

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ *EUTREPTIELLA BRAARUDII* (*EUGLENOPHYTA*) ИЗ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

I. V. STONIK, N. A. AIZDAICHER. NEW DATA ON THE MORPHOLOGY OF *EUTREPTIELLA BRAARUDII* (*EUGLENOPHYTA*) FROM THE FAR EASTERN SEAS OF RUSSIA

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Факс (4232) 310900
Тел. (4232) 317107
E-mail: innast@mail.primorye.ru

Поступила 18.12.2002

Представлены результаты изучения нового для дальневосточных морей вида *Eutreptiella braarudii* (*Euglenophyta*). С помощью метода «теневой электронной микроскопии» впервые изучена морфология поверхности клеток. Установлено сходное расположение жгутиковых волосков в заостренных узелках у *E. braarudii* и морфологически близкого к нему *Eutreptiella eupharyngea*. Приведено морфологическое описание по данным световой и электронной микроскопии, дополнены данные об экологии и распространении вида.

Ключевые слова: *Eutreptiella braarudii*, *Euglenophyta*, дальневосточные моря России, морфология.

Представители рода *Eutreptiella* de Cunha обитают преимущественно в неритической зоне морей и океанов, а также в солоноватоводных акваториях, где некоторые из них вызывают «цветение» воды, наряду с диатомовыми и динофлагеллатами (Коновалова и др., 1989).

При обработке проб фитопланктона из разных районов Японского и Охотского морей был обнаружен новый для дальневосточных морей России вид *Eutreptiella braarudii* Throndsen (*Euglenophyta*). Этот вид описан из прибрежных вод Норвегии на основе изучения в световом микроскопе (Throndsen, 1969). Сведения о его морфологии по данным электронной микроскопии в литературе отсутствуют.

Впервые была изучена морфология поверхности клеток *E. braarudii* с помощью электронной микроскопии, а также дано морфологическое описание вида и дополнены данные о его экологии и распространении.

Материал и методика

Материалом послужили круглогодичные батометрические сборы фитопланктона из залива Петра Великого Японского моря, выполненные в 1993—1994 и 1996—1998 гг., а также батометрические пробы фитопланктона, собранные весной, летом и осенью 2000 и 2001 гг. в Охотском море в прибрежных водах о-ва Сахалин.

Пробы объемом 1 л концентрировали методом осаждения и/или обратной фильтрации через нуклеопоровые фильтры с диаметром пор 2—4 мкм. Подсчет клеток проводили после предварительной фиксации в камере типа Ножотта объемом 1 мл.

После изоляции из фильтрата стандартным методом разведения вид *E. braarudii* был выведен в культуру, которую поддерживали при температуре 4—6 °С и освещенности 500—800 лк при фотопериоде 16 : 8 С : Т на обогащенной среде, состав которой приведен в работе P. Walne с соавт. (Walne et al., 1986). Для изучения в световом микроскопе (СМ) обычно использовали живые нефиксированные клетки из культуры, однако в некоторых случаях для выявления деталей внутриклеточного строения материал фиксировали раствором Утермеля. Подготовку препаратов для трансмисионной электронной микроскопии (ТЭМ) проводили по методике «теневой микроскопии», предложенной О. Moestrup и H. Thomsen (1980), предусматривающей контрастирование препаратов для изучения деталей тонкого строения клеток голых (беспанцирных) жгутиковых водорослей. Материал напыляли хромом и изучали с помощью ТЭМ JEM-100 S.

Результаты

Eutreptiella braarudii Throndsen (см. таблицу-вклейку).

Throndsen, 1969, Nytt mag. bot., 16: 181, fif. 17 a, b, fig. 29 a—d.

Световая микроскопия. Клетки 46—140 мкм дл., 17—32 мкм шир., метаболичные (сокращение и удлинение переднего конца клетки), чаще веретеновидные, передний конец притуплен, задний заострен (см. таблицу-вклейку, *1—4*). Ядро крупное, располагается в средней части клетки. Хлоропласты в 2 кластерах, находящихся спереди и сзади от ядра. Глазок небольшой, находится в переднем конце клетки. Жгутиков 2—4, неравной длины, короткие, около 20 мкм дл., длинные — 60—110 мкм дл. У многих экземпляров наблюдали 4 жгутика. Движение клеток по прямой линии с поворотом вокруг продольной оси.

Электронная микроскопия. Изучение препаратов в электронной микроскопии показало наличие: 1) спирально исчерченной пелликулы 10—12 штрихов в 10 мкм (см. таблицу-вклейку, *5*, *6*); 2) жгутиковых волосков (см. таблицу-вклейку, *7*), часть из которых образует многочисленные остроконечные узелки (см. таблицу-вклейку, *8*, *9*), встречающиеся на всем протяжении длинного жгутика. Узелки состоят из 4—7 отдельных тесно переплетенных друг с другом жгутиковых волосков, которые иногда выворачиваются наружу на верхушку узелков (см. таблицу-вклейку, *8*, *10*, *11*). Другая часть волосков располагается беспорядочно, образуя на поверхности жгутиковой мембраны структуру, подобную войлоку (см. таблицу-вклейку, *10*, *11*).

Распространение. Дальневосточные моря России: вторичные заливы и бухты северо-западной части Японского моря (бухта Золотой Рог, Амурский и Уссурийский заливы, залив Восток и др.). Заливы Анива и Терпения Охотского моря.

Вне российских вод. У берегов Норвегии, в Арктике и Северной Атлантике (Throndsen, 1969, 1993).

Примечание. Сходный характер расположения жгутиковых волосков отмечен у *Eutreptiella eupharyngea* Moestrup et Norris (Walne et al., 1986). Количество штрихов пелликулы у клеток *E. braarudii* из Японского и Охотского морей больше, чем указано в оригинальном описании вида (см. таблицу). Кроме того, в нем отмечается отсутствие метаболии как характерный признак этого вида (Throndsen, 1969). По нашим наблюдениям, клетки *E. braarudii* характеризуются хорошо выраженным метаболичным типом движения.

E. braarudii ежегодно отмечается в планктоне залива Петра Великого Японского моря с января по июнь в диапазоне температур от –1.8 до +19 °С. Максимальная концентрация (около 30 тыс. кл/л) была зарегистрирована в конце февраля в бухте Золотой Рог при температуре 2 °С. В планктоне прибрежных вод о-ва Сахалин вид отмечен в апреле, июне и июле при невысокой плотности популяции (10^2—10^3кл/л).

Обсуждение

Вид *E. braarudii* имеет много общих морфологических признаков с *E. eupharyngea*: изменчивая форма клетки, расположение хлоропластов в 2 кластерах спереди и сзади от ядра, сходная структура пиреноидов. Первоначально экземпляры *E. eupharyngea*, обнаруженные у берегов Дании, были идентифицированы как *E. braarudii* (Norris

Сравнение полученных данных по морфологии *Eutreptiella braarudii* с данными Throndsen (1969)

Высота клетки, мкм	Ширина клетки, мкм	Длина жгутиков, мкм		Число штрихов пелликулы в 10 мкм	Источник
		длинный	короткий		
64—115	—	Неравные		8—11	Throndsen, 1969
46—140	17.5—32	20	60—110	10—12	Собственные данные авторов

Примечание. «—» — данные отсутствуют.

et al., 1977). Однако впоследствии при детальном изучении этого материала с помощью СМ и ТЭМ, было установлено, что в отличие от вида *E. braarudii* образцы из прибрежных вод Дании характеризовались более развитым глоточным каналом, более крупным глазком (стигмой), бóльшим количеством штрихов пелликулы и меньшей шириной клетки. Эти и другие различия позволили описать *E. eupharyngea* как самостоятельный вид (Walne et al., 1986).

Как указывалось (Walne et al., 1986), *E. eupharyngea* отличается от других известных представителей рода *Eutreptiella* хорошо выраженным метаболичным типом движения и, возможно, порядком расположения жгутиковых волосков. Однако проведенное исследование позволяет усомниться в наличии подобных отличий. Способность к метаболии и характер расположения жгутиковых волосков оказались общими признаками для *E. braarudii* и *E. eupharyngea*, что подтверждает данные об их значительном морфологическом сходстве. Оба вида имеют сходные экологию и распространение в дальневосточных морях, являясь обычными компонентами фитопланктона прибрежных вод Японского моря, наиболее многочисленными в конце зимы—начале весны (февраль—март). Вид *E. braarudii* известен как неритический и холодноводный (Throndsen, 1969, 1993). Это подтверждается нашими наблюдениями, по которым наибольшая плотность вида в западной части Японского моря отмечена в феврале при низких температурах воды.

Благодарности

Авторы искренне благодарны Д. В. Фомину (ИБМ ДВО РАН) за консультации и помощь при подготовке материала к изучению с помощью ТЭМ.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований «Ведущие научные школы России» (проект № 00-15-97890), гранта Президента Российской Федерации (проект № МК 1420 2003 04) и ДВО РАН (проект «Флористические исследования микроводорослей планктона дальневосточных морей России»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л., 1989. 167 с.

Moestrup O., Thomsen H. A. Preparation of shadow-cast whole mounts // Handbook of Phycological Methods, Developmental and Cytological Methods / Ed. by E. Gantt. Cambridge, 1980. P. 385—390.

Norris R. E., Walne P. L., Moestrup O., Pearson B. R. Fine sructural studies on *Eutreptiella braarudii* Throndsen // J. Phycol. 1977. Vol. 13 (Suppl.). P. 50.

Throndsen J. Flagellates of Norwegian coastal waters // Nytt Mag. Bot. 1969. Vol. 16. P. 161—216.

Throndsen J. The planktonic marine flagellates // Marine phytoplankton, a guide to naked flagellates and coccolithophorids / Ed. by C. R. Tomas. 1993. P. 7—145.

Walne P. L., Moestrup O., Norris R. E., Ettl H. Light and electron microscopial studies of *Eutreptiella eupharyngea* sp. nov. (*Euglenophyceae*) from Danish and American waters // Phycologia. 1986. Vol. 25. N 1. P. 109—126.

SUMMARY

The euglenoid *Eutreptiella braarudii* is recorded for the first time in the Far Eastern seas of Russia, namely in the Sea of Japan and the Sea of Okhotsk. Its morphological description based on both light and electron microscopy, including studies of shadow-cast whole mounts, is given. The arrangement of the flagellar hairs in the acuminate hair bundles is similar to that of *E. eupharyngea*. Some ecological features of *E. braarudii* are discussed.

УДК 581.526.325.2 (028) (470.341)

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 9

© А. Г. Охапкин, Н. А. Старцева

СОСТАВ И ЭКОЛОГИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ ФИТОПЛАНКТОНА МАЛЫХ ВОДОЕМОВ ГОРОДСКИХ ТЕРРИТОРИЙ (ДИАТОМОВЫЕ, ЗЕЛЕНЫЕ И СИНЕЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ)

A. G. OKHAPKIN, N. A. STARTSEVA. THE COMPOSITION AND ECOLOGY OF DOMINANT PHYTOPLANKTON SPECIES IN SMALLER WATERBODIES OF URBAN TERRITORIES: DIATOM, GREEN AND BLUE-GREEN ALGAE

Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
603091 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23

Поступила 05.02.2003

Охарактеризованы особенности состава и динамика обилия доминирующих видов диатомовых, зеленых и синезеленых водорослей, составляющих структурообразующий комплекс сообществ фитопланктона малых водоемов, расположенных в пределах территории г. Нижнего Новгорода. Показаны условия их массового развития, продемонстрированы сходство и различие набора преобладающих компонентов альгоценозов в малых городских водоемах, реках и водохранилищах Средней Волги.

Ключевые слова: экология, фитопланктон, массовые виды, малые водоемы, городские водоемы, Нижний Новгород.

Массовые виды фитопланктона (доминанты и субдоминанты) пресных и морских водоемов во многом определяют специфику структуры водных планктонных сообществ, уровень их продуктивности и качество вод. В результате глобального процесса урбанизации природных территорий многие водные объекты оказались в пределах городской черты и подверглись массированному антропогенному воздействию, особенностями которого являются мозаичность и разнонаправленность влияния на структурно-функциональные характеристики биоты. Основными факторами, определяющими специфику функционирования планктона в условиях городского водоема, являются эвтрофирование, различные формы загрязнения, нарушение природных процессов круговорота органического вещества, проходящих на водосборе, а также преобразование формы озерной котловины и гидрологического режима.

С целью познания закономерностей реакции состава и структуры фитопланктона небольших водоемов на комплекс факторов среды, формирующийся в условиях городского водосбора, с середины 1990-х годов начаты исследования альгоценозов 10 водных объектов замедленного водообмена, различающихся морфометрическими характеристиками, уровнем трофии и степенью загрязнения вод (Охапкин и др., 2000 а, б, 2001, 2002; Старцева, 2000; Старцева и др., 2001, 2002). Ранее нами были охарактеризованы особенности преобладающих видов планктонных водорослей разнотипных по морфометрии и гидрохимическому составу вод рек и водохранилищ бассейна Средней Волги (Охапкин, 1994, 2001; Охапкин и др., 1997; Охапкин, Генкал, 2000, 2001). Целью настоящей работы является характеристика экологических особенностей массовых видов диатомовых, зеленых и синезеленых водорослей планктона малых водных объектов, расположенных на территории г. Нижнего Новгорода в сравнении с уже имеющимися данными по рекам и водохранилищам бассейна Средней Волги.

Материал и методика

Подробно материалы, послужившие основой для данной работы, и методика исследований опубликованы ранее (Охапкин и др., 2002). Доминирующими считали виды, биомасса которых составляла 10 % и более от общей биомассы фитопланктона в каждой пробе, взятой из водоема. В качестве субдоминантов выделяли виды, биомасса которых была не менее 5 % от общей (Охапкин, 1997; Охапкин, Генкал, 2000). Для оценки связи биомассы водорослей с морфометрическими характеристиками водоемов и гидрохимическими показателями условий существования фитопланктона использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Статистическая обработка проводилась с использованием стандартных пакетов прикладных статистических программ.

Результаты и обсуждение

Состав массовых видов водорослей, обитающих в том или ином водоеме, а также уровень их количественного развития и сукцессия (сезонная и основная) представляют несомненный интерес при изучении состояния экосистемы водного объекта, поскольку именно динамика популяций таких видов определяет характер изменений биомассы фитопланктона в целом. Состав фитопланктона и его доминирующих видов прежде всего соотносили с уровнем трофики водоема (Reynolds, 1984 b; Трифонова, 1990, 1994). Установлено, что в олиготрофных озерах преобладают золотистые, десмидиевые, холодноводные динофлагелляты и центрические диатомовые водоросли с незначительной продукцией популяций. По мере нарастания трофности возрастает биомасса зеленых хлорококковых, диатомовых, динофитовых и эвгленовых водорослей. В эвтрофных и гипертрофных водах доминируют синезеленые и динофитовые, а также комплекс центрических диатомовых с преобладанием *Stephanodiscus hantzschii* Grun. С возрастанием степени эвтрофирования и загрязнения вод среди массовых видов растет роль убиквистов, способных к миксотрофному питанию и имеющих высокую скорость роста в условиях отсутствия биогенного лимитирования (Трифонова, 1990; Стенина, 2002).

Видовой состав фитопланктона изученной системы водоемов (по уточненным данным в сравнении с предыдущим сообщением (Охапкин и др., 2002)) представлен 776 видами, разновидностями, формами водорослей и таксонами, определенными только до рода (см. таблицу). Альгофлора планктона исследованных малых водоемов характеризуется преобладанием зеленых, диатомовых и эвгленовых водорослей с меньшим участием синезеленых и золотистых. Массовые виды водорослей представлены 196 таксонами разного ранга, что составляет 25.3 % общего видового богатства. Таким образом, более четверти состава флоры в каком-либо водоеме или в какой-либо промежуток времени выступали в качестве структурных организаторов ценозов, развивающихся в пелагиали водоемов. Пестрота состава структурообразующих элементов флоры, по-видимому, характерна для небольших по экологической емкости водоемов и усиливается, как и состав в целом, природной и антропогенно сформированной неоднородностью условий обитания планктонных сообществ. Все это косвенно свидетельствует о нестабильности условий обитания водорослей в изученных водных системах и частой смене факторов среды, способствующих формированию признаков r-стратегии у видов, населяющих подобные водные объекты.

Массовые формы речного фитопланктона водотоков бассейна Средней Волги (Горьковское, Чебоксарское водохранилища, р. Волга до зарегулирования стока у г. Чебоксары, р. Ока и другие притоки Чебоксарского водохранилища) насчитывают 181 вид, разновидность и форму водорослей (Охапкин, 1997). Судя по биомассе, доля массовых видов в формировании общего видового богатства оказалась максимальна (35 %) в малых реках и минимальна (5 %) в водохранилищах. Таким образом, по вкладу массовых видов в формирование общей флоры планктона малые водоемы ур-

Общее видовое богатство и число массовых видов водорослей планктона малых водоемов г. Нижнего Новгорода

Отдел, порядок	Общее число видов, абс. %	Число массовых видов, %	Число доминирующих видов (%), встречаемость которых больше 50 %
Cyanophyta	55 (7.1)	21 (2.7)	6 (1.8)
Chrysophyta	53 (6.8)	17 (2.2)	2 (0.3)
Bacillariophyta	191 (24.6)	55 (7.1)	13 (1.7)
Xanthophyta	16 (2.1)	—	—
Cryptophyta	9 (1.1)	1 (0.1)	—
Dinophyta	25 (3.2)	15 (1.9)	5 (0.7)
Raphidophyta	3 (0.4)	1 (0.1)	—
Euglenophyta	95 (12.4)	25 (3.2)	3 (0.4)
Chlorophyta:	329 (42.3)	61 (7.9)	14 (1.8)
Chlamydomonadales	13 (1.7)	3 (0.4)	1 (0.1)
Volvocales	6 (0.8)	5 (0.7)	2 (0.3)
Chlorococcales	208 (26.7)	35 (4.5)	9 (1.2)
Ulotrichales	12 (1.5)	—	—
Oedogoniales	1 (0.1)	—	—
Cladophorales	1 (0.1)	—	—
Zygnematales	6 (0.8)	3 (0.4)	1 (0.1)
Desmidiales	82 (10.6)	15 (1.9)	1 (0.1)
Всего:	776 (100)	196 (25.3)	43 (5.5)

Примечание. В скобках приведена доля числа видов (%) каждого отдела или порядка от общего числа обнаруженных во всех водоемах таксонов водорослей.

банизированной территории г. Нижнего Новгорода сходны с малыми реками или верховьями средних и больших. В них основу фитоценотической структуры планктонных сообществ формируют виды разных биотопов (планктонные, бентосные, эпифиты и обитатели мелководий), попадающие в толщу воды за счет ее высокой гидродинамической активности. В исследованных нами малых водоемах замедленного водообмена основу массовых видов водорослей составляет пелагически-литоральный комплекс (более 90 % состава доминирующих водорослей), доля обитателей обрастаний и донных биотопов минимальна.

Число массовых видов фитопланктона и их доля от общего видового богатства каждой отдельно взятой водной экосистемы не продемонстрировали значимых связей с морфометрическими параметрами и особенностями гидрохимического режима водоемов. Этот показатель возрастает с увеличением общего видового богатства планктонной альгофлоры конкретно взятого водоема ($r_s = 0.83$; здесь и далее $p < 0.05$).

Среди доминирующего комплекса фитопланктонных сообществ наиболее высоких значений достигала биомасса диатомовых, синезеленых, зеленых и динофитовых водорослей. В отличие от рек и водохранилищ бассейна Средней Волги среди диатомовых водорослей более представленными в составе доминирующих видов оказались не центрические, а пеннатные бесшовные диатомеи. Из них чаще всего высоких показателей обилия достигала *Fragilaria crotonensis* Kitt., отмеченная как массовый вид для 8 водоемов. По мнению И. С. Трифоновой (1990), она является типичным представителем летнего фитопланктона озер с температурным оптимумом 20—25 °C и при массовом развитии может служить показателем эвтрофирования. Наибольшая биомасса *F. crotonensis* отмечалась летом в эвтрофных водоемах: озерах Силикатном (11.32 г/м^3, 3-я декада сентября 1995 г.), Нижнем Щелоковском (8.61 г/м^3, 2-я декада августа), Лунском (7.73 г/м^3, 2-я декада июля 2000 г.) и Сормовском (6.0 г/м^3, 1-я декада августа 1999 г.) (рис. 1). Встречаемость вида в этих водоемах колебалась от 52 до

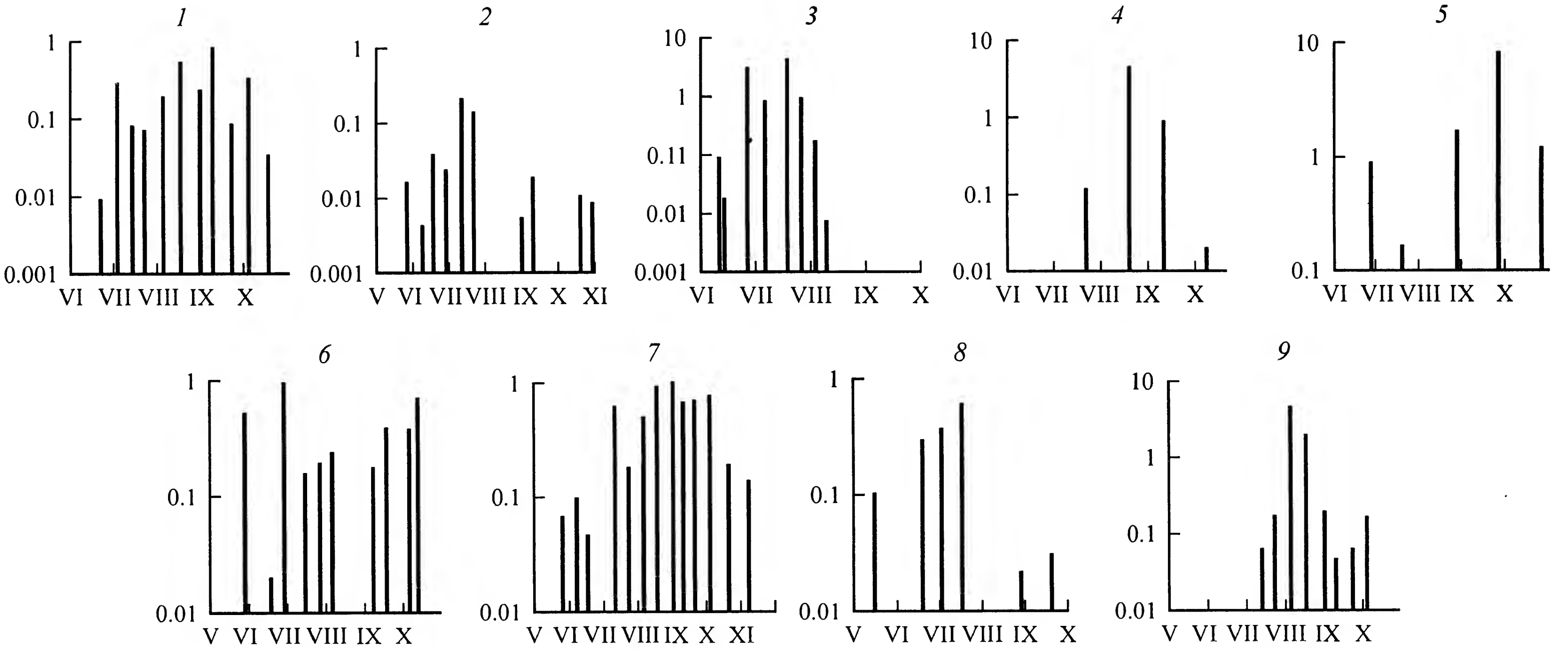


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы *Fragilaria crotonensis* в некоторых малых водоемах г. Нижнего Новгорода.

1 — оз. Мещерское, 1999 г.; *2* — оз. Светлоярское, 1999 г.; *3* — оз. Лунское, 2000 г.; *4* — оз. Нижнее, 1998 г.; *5* — оз. Силикатное, 1995 г.; *6* — то же, 1998 г.; *7* — то же, 1999 г.; *8* — оз. Сормовское, 1996 г.; *9* — то же, 1999 г. По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — биомасса, г/м^3.

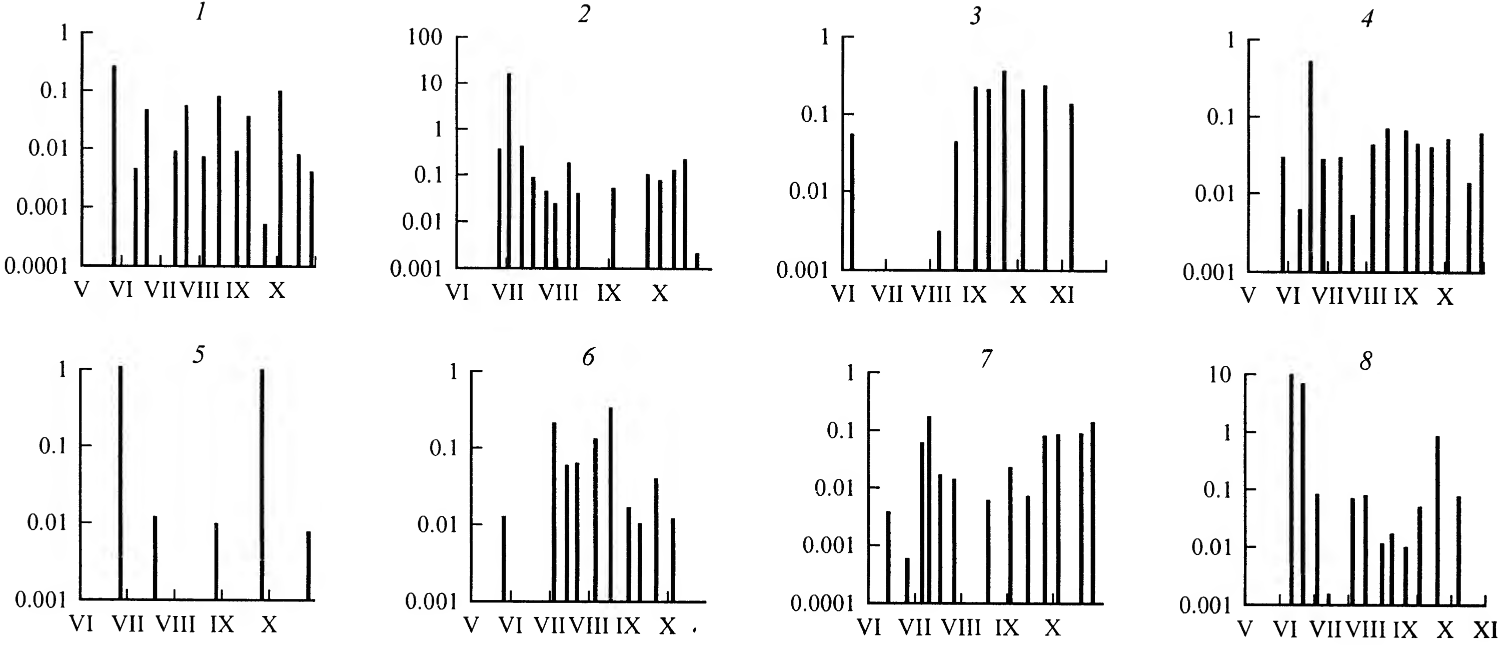


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы некоторых доминирующих видов диатомовых водорослей планктона малых водоемов г. Нижнего Новгорода.

1, 2 — *Asterionella formosa* (*1* — оз. Мещерское, 1999 г.; *2* — оз. Сормовское, 1997 г.); *3, 4* — *Cyclotella radiosa* (*3* — оз. Силикатное, 1999 г.; *4* — оз. Светлоярское, 1999 г.); *5—7* — *Aulacosira granulata* (*5 — оз. Мещерское, 1995 г.; 6* — то же, 1999 г.; *7* — оз. Лунское, 2000 г.); *8* — *Rhizosolenia longiseta*, оз. Сормовское, 1999 г. Обозначения осей те же, что и на рис. 1.

100 %, а частота доминирования (процент проб, в которых биомасса вида равна или более 10 % от общей биомассы фитопланктона) — от 23 до 73 %. В остальных водоемах биомасса водоросли не превышала 1 г/м^3. При снижении обилия фитопланктона осенью *F. crotonensis* оставалась в составе преобладающих видов до октября и позже. Уровень количественного развития *F. crotonensis* в изученной системе водоемов оказался на много выше, чем в реках и водохранилищах бассейна Средней Волги (Охапкин, Генкал, 2001). Связь биомассы *F. crotonensis* с содержанием нитратного (r_s = = 0.75) и аммонийного (r_s = 0.74) азота, с суммой его минеральных форм (r_s = 0.92), а также с содержанием сульфатов и хлоридов (r_s = 0.7—0.76) подтверждает мнение, что этот вид является хорошим показателем эвтрофирования вод.

Другой вид диатомовых водорослей со сходной экологией — *Asterionella formosa* Hass. — максимального обилия достигал, как и в других водоемах замедленного водообмена, в конце весеннего—первой половине летнего сезона (рис. 2). Этот вид постоянно присутствовал в планктоне всех исследованных нами водных экосистем, однако в качестве доминирующего развивался в 2 — озерах Мещерском (1999 г.) и Сормовском (1997 г.) максимумом в конце мая—начале июля. Наибольшая биомасса *A. formosa* (15.31 г/м^3) отмечена в оз. Сормовском при встречаемости 88 % и частоте доминирования 44 %. В других озерах максимальная биомасса вида не превышала 0.3—2.5 г/м^3. Обилие *A. formosa* возрастало в водоемах с ростом площади водного зеркала, объема водной массы, длины береговой линии, площади водосбора, соотношения средней и максимальной глубин водоема (r_s = 0.56—0.75).

Виды рода *Synedra* также являются характерными для эвтрофных озер. Более высокая биомасса, как правило, регистрировалась у *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. (до 2.2 г/м^3, оз. Сормовское, 2-я декада августа 1997 г.), *S. ulna* var. *danica* Kütz. (0.38 г/м^3, тот же водоем, 1-я декада августа 1999 г.) и *S. acus* Kütz. (0.88 г/м^3, тот же водоем, 3-я декада июля 1999 г.). Обычно развитие видов этого рода в городских водных объектах ниже и максимальные величины биомассы не превышали 0.1—0.4 г/м^3. Уровень количественного развития перечисленных компонентов планктонных фитоценозов такой же, что и в охарактеризованных ранее водохранилищах и реках бассейна Средней Волги (Охапкин, Генкал, 2001).

Центрические диатомовые из родов *Stephanodiscus* и *Cyclotella* развивались во всех исследованных водоемах в качестве доминирующих компонентов весенних и осенних альгоценозов. Биомасса этих водорослей оказалась значительно ниже, чем в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, а также в системе их боковой приточности (Охапкин, Генкал, 2001). Для большинства городских водоемов характерна *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm., но максимальное обилие этого вида отмечалось в искусственно созданных озерах Светлоярском (0.66 г/м^3, 2-я декада июня 1999 г.) и Силикатном (0.45 г/м^3, 3-я декада сентября 1999 г.) (рис. 2). По-видимому, для этого вида свойственна весенне-осенняя вегетация. В других водоемах биомасса *C. radiosa* была ниже и редко превышала 0.1 г/м^3. Обилие водоросли возрастало в водоемах с большей величиной развития береговой линии, отношения максимальной глубины к средней и площади водосбора к площади водного зеркала (r_s = 0.58—0.64). Аналогичная тенденция наблюдалась в водоемах с ростом вариабельности гидрохимических характеристик воды (r_s = 0.64).

Stephanodiscus hantzschii Grun. постоянно присутствовал в планктоне гипертрофного по содержанию общего фосфора оз. Мещерского и выступал в качестве доминирующего вида осенних фитоценозов. Как правило, его максимальная биомасса не превышала 0.4—0.5 г/м^3 и была много ниже, чем в средневолжских водохранилищах и их притоках (Охапкин, Генкал, 2000). В условиях избытка общего фосфора в большинстве водоемов обилие этого вида оказалось положительно связанным с цветностью, pH вод, содержанием органического вещества (по величинам $БПК_5$ и ХПК) и количеством взвесей в воде (r_s = 0.55—0.82), что хорошо согласуется с предыдущими данными по его экологии (Трифонова, 1990; Охапкин, Генкал, 2000).

Комплекс мелкоклеточных центрических диатомовых водорослей, идентификация которых невозможна без применения электронно-микроскопических исследований, условно обозначен нами как *Stephanodiscus* sp. sp. Максимальное обилие видов, образующих эту группу, не превышало 1.0—1.69 г/м³, составляя чаще 0.1—0.5 г/м³. Массового развития водоросли достигали летом и реже весной в прудах-водохранилищах плотинного и наливного типов, а также в карьерных озерах искусственного происхождения Светлоярском и Счастливом. Уровень вегетации был на порядок ниже, чем в изученных нами эвтрофно-гипертрофных водотоках, расположенных на сопредельной территории.

Виды рода *Aulacosira*, формирующие основу планктонных фитоценозов эвтрофированных рек и водохранилищ (Охапкин, 1997; Охапкин, Генкал, 2001), оказались менее свойственными доминирующему комплексу водорослей водоемов урбанизированных территорий г. Нижнего Новгорода. Из них во всех изученных водоемах встречена *Aulacosira granulata* (Ehr.) Sim., которая только в эвтрофно-гипертрофных озерах пойменного типа Мещерском и Лунском развивалась как доминант летне-осенних планктонных альгоценозов (рис. 2). Максимальная биомасса вида не превышала 1.5 г/м³ (оз. Мещерское, 3-я декада июня 1995 г.). Среди других видов отметим *Aulacosira ambigua* (Grun.) Sim., биомасса которой в пойменном гипертрофном оз. Мещерском достигала 1.25 г/м³ во 2-й декаде августа 1999 г.

Наиболее интересным оказалось массовое развитие *Rhizosolenia longiseta* Zachar. и *Acanthoceras* (=*Attheya*) *zachariasii* (Brun.) Sim. в водоемах с низким качеством воды по гидрохимическим показателям (класс качества воды IV—VI), которые по содержанию общего фосфора (80.0—108.0 мкг/л) можно считать эвтрофно-гипертрофными. По литературным данным, *A. zachariasii* относится к олиго-β-мезосапробным видам с индикаторной значимостью сапробности, равной 1.4. *R. longiseta* считается олигосапробом с индикаторной значимостью сапробности 1.2 (Унифицированные..., 1977; Wegl, 1983; Sládeček, 1986). H. Van Dam с соавт. (1994) приводят эти виды для Нидерландов и характеризуют их как олигосапробные, эвтрофно-мезо-эвтрофные. В начале XX в. *A. zachariasii* указывался для р. Волги от г. Саратова до дельты как постоянный компонент планктона с небольшими показателями обилия (Болохонцев, 1903; Эльдарова-Сергеева, 1913). Р. М. Павлинова (1930) рассматривала этот вид как сопутствующий доминантам волжского планктона в 1926—1927 гг. с максимальной численностью до 172 тыс. кл./л (Курзинский затон в районе Балахны, август 1926 г.). В. И. Есырова (1935, 1945) отмечала в 1931—1947 гг. его на всем протяжении р. Волги от г. Рыбинска до г. Горького единичными экземплярами, и дальнейшие исследования р. Волги и ее водохранилищ (Охапкин, 1994; Охапкин и др., 1997; Герасимова, 1999) показали, что эта водоросль встречалась здесь единично и при невысоких показателях обилия. G. Friedrich и D. Müller (1984) приводят *A. zachariasii* наряду с *R. longiseta* как одни из главных компонентов планктона нижнего течения р. Рейн в начале XX в., в период до наступления эры массированного антропогенного загрязнения водоемов Европы. Массовое развитие *A. zachariasii* наряду с другими диатомовыми, золотистыми, динофитовыми и синезелеными водорослями зарегистрировано в Голчаковичском водохранилище (Польша) на стадии олиготрофикации (в 1958 г.) (Sanecki, Bucka, 1992). До этого периода (стадия начальной эвтрофикации) и позже в 1982—1983 гг. (стадия вторичной эвтрофикации) этот вид встречался единично, а затем совсем исчез из планктонных сообществ.

Виды рода *Rhizosolenia* (*R. longiseta* и *R. eriensis* H. Smith) встречаются в водоемах разного типа и уровня трофности: слегка кислого с низким содержанием солей мезотрофного оз. Кромвеля (штат Квебек, Канада) (Jordan et al., 1988), Артемовского водохранилища в 1-й год его существования (Баринова, 1986), реки La Trobe River ниже водохранилища Lake Narracan (штат Виктория, Австралия) (Chessma, 1985), эвтрофного оз. Lovojärvi (южная Финляндия) (Keskitalo, 1977), эвтрофных венгерского и чехословацкого участков Дуная и его рукавов (Hindák, Ďurkovičová, 1977; Kiss, 1987), олиготрофных Великих озер (Munavar, Munavar, 1986), бедной биогенными элементами, с кислыми высокоцветными водами р. Амазонки (Ucherkovich, 1984) и других. C. S. Reynolds (1984a, b) указывает виды рода *Rhizosolenia* наряду с видами рода *Cyclotella* в списке доминантных для олиготрофных озер в период поздней весны—раннего лета. В перечисленных работах отмечается, что обилие видов данного рода невелико; они встречаются единично в загрязненных высокотрофных водах и с незначительной численностью в чистых, олиготрофно-мезотрофных. В 1996 и 1997 гг. виды рода *Rhizosolenia* стали регистрироваться в планктоне Рыбинского водохранилища. Но численность и биомасса этих водорослей не превышала 4 тыс. кл./л и 0.03 г/м³ (Корнева, Соловьева, 2000). Нами *R. longiseta* была обнаружена в эвтрофно-гипертрофных по содержанию общего фосфора озерах: Мещерском, Счастливом и Силикатном, где встречалась с незначительными показателями обилия. Массовое развитие водоросли с высокой биомассой (максимальная до 10.42 г/м³) отмечалось в оз. Сормовском с высоким уровнем загрязнения (VI класс качества воды по гидрохимическим показателям), богатом соединениями железа, кремния, минеральными формами азота и фосфора. В 1999 г. наблюдался раннелетний и осенний рост биомассы вида (рис. 2). В литературе мы не обнаружили примеров его находок с такой высокой биомассой. В этом же водоеме в 1-й декаде августа 1999 г. установлена высокая биомасса *Acanthoceras zachariasii* (до 1.2 г/м³), что также не отмечалось в литературе. По-видимому, в условиях избытка фосфора и при достаточном содержании кремния и железа эти виды, считавшиеся ранее показателями чистых или слабо загрязненных вод, могут формировать значительную биомассу и выступать в качестве структурных организаторов фитопланктонных сообществ малых загрязненных водоемов.

Представители *Chlorophyta*, которые достигали высоких показателей обилия в водоемах урбанизированной территории, составляли 7.9 % общего видового богатства альгофлоры. Как и в ранее исследованных эвтрофированных водотоках, по числу видов преобладали хлорококковые, создававшие высокую численность при незначительной биомассе. Наиболее высокая встречаемость или биомасса зарегистрированы у видов рода *Coelastrum* (*C. reticulatum* (Dang.) Senn, *C. microporum* Näg., *C. sphaericum* Näg.), *Oocystis* (*O. borgei* Snow, *O. lacustris* Chod., *O. solitaria* Wittr.), *Pediastrum* (*P. dupex* Meyen и *P. boryanum* (Turp.) Bréb.). Наблюдения в течение 3 лет за *Coelastrum reticulatum* на оз. Силикатном, представляющем собой затопленный песчаный карьер, показали изменение встречаемости вида в разные годы от 83 до 100 %. Максимальное обилие (5.67 г/м³) отмечено во 2-й декаде июля 1999 г. (рис. 3). В другие годы биомасса вида в период максимального прогрева не превышала 1.5—4.5 г/м³. В оз. Светлоярском в 1998—1999 гг. *C. reticulatum* также входил в состав доминирующих видов, но с меньшими показателями обилия (до 0.43 г/м³). Другой представитель этого рода — *C. microporum*, обнаруженный во всех изученных водных экосистемах, в состав доминирующих видов входил в 1-й половине летнего сезона. Его биомасса в период подъема 0.1—0.47 г/м³ и в Среднем и Нижнем Щелоковских прудах-водохранилищах в конце июня 1998 г. была выше, чем в других озерах. В этих же водоемах отмечалось увеличение биомассы *C. sphaericum* в конце июля 1998 г. до 0.91 г/м³.

Перечисленные выше виды рода *Oocystis* как доминирующие и сопутствующие компоненты планктонных фитоценозов свойственны расположенным в парковой зоне г. Нижнего Новгорода, интенсивно используемым в рекреационных целях Щелоковским водоемам. Максимальная биомасса не превышала 0.41—0.63 г/м³ и чаще регистрировалась в июне—июле разных лет наблюдений.

Роль видов рода *Pediastrum* в формировании планктонных фитоценозов городских водоемов была значительно скромнее, чем в реках и водохранилищах Средней Волги. Их наибольшая биомасса не превысила 0.1—0.25 г/м³ и чаще они встречались в Щелоковских водоемах и эвтрофно-гипертрофном оз. Лунском.

Среди вольвоксовых спорадически как сопутствующие основному составу доминирующих видов развивались представители рода *Chlamydomonas*. В сравнении с охарактеризованными ранее водоемами бассейна Средней Волги биомасса хламидомонад не поднималась выше 0.17—0.33 г/м³. Их роль в сложении планктонных фитоценозов ярче проявилась в богатых биогенами озерах Мещерском, Сормовском и Среднем Щелоковском. В Щелоковских водоемах среди вольвоксовых необходимо отметить *Volvox aureus* Ehr. (биомасса до 1.91 г/м³), *Pandorina morum* (O. F. Müll.) (0.79 г/м³) и

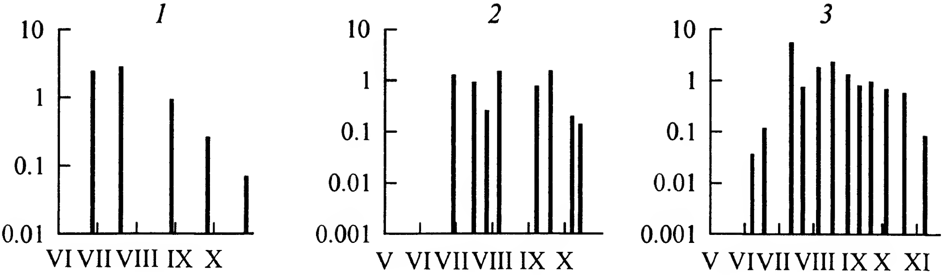


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы *Coelastrum reticulatum* в оз. Силикатном в разные годы наблюдений.

1 — 1995 г., *2* — 1998 г., *3* — 1999 г. Обозначения осей те же, что и на рис. 1.

Eudorina elegans Ehr. (0.34 г/м^3). Развитие этой группы водорослей, так же как и других зеленых, было приурочено к периоду максимального прогрева воды.

Кроме хлорококковых, среди зеленых как массовые формы фитопланктона отмечены десмидиевые и зигнемовые водоросли, которые в реках и водохранилищах, расположенных на сопредельной территории, не относятся к преобладающим компонентам фитопланктона. Так, например, в оз. Сормовском *Mougeotia elegantula* Wittr. в начале сентября 1997 г. входила в состав структурообразующих компонентов фитопланктона с биомассой до 7.3 г/м^3. Для планктона искусственного оз. Силикатного оказалось характерным, наряду с массовым развитием хлорококковых водорослей, заметное участие десмидиевых, таких как *Cosmarium humile* (Gay) Nordst. (до 1.4 г/м^3), *Cosmoastrum punctulatum* (Bréb.) Pal.-Mordv. (0.82 г/м^3), *Staurastrum chaetoceros* (Schröd.) G. M. Smith (0.72 г/м^3) и ряда других. Вегетация этой группы видов оказалась возможна в водоеме с низким качеством воды (V класс) по гидрохимическим показателям и эвтрофном по содержанию биогенных элементов.

Синезеленые водоросли в водотоках бассейна Средней Волги чаще развивались как структурообразующие компоненты альгоценозов в условиях зарегулированного стока (Охапкин, 2001), особенно в годы с антициклональным типом погодных условий. После создания Горьковского и Чебоксарского водохранилищ максимальная средневзвешенная по глубине водоема биомасса этих водорослей достигала 20—40 г/м^3. Из 55 видов, разновидностей и форм *Cyanophyta*, обнаруженных в составе планктонных фитоценозов малых водоемов г. Нижнего Новгорода, половина отнесена к категории массовых. Во всех водоемах развивались *Gloeocapsa limnetica* (Lemm.) Hollerb. и *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. В подавляющем числе водоемов обнаружены *Gomphosphaeria lacustris* Chod., *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *Anabaena spiroides* Kleb. и *A. variabilis* Kütz. Среди доминирующих видов альгоценозов, которые имели встречаемость не менее 50 %, представители отдела *Cyanophyta* насчитывали 6 таксонов. Несмотря на высокий уровень обеспеченности биогенными элементами исследованных городских озер, обычно характерного для таких водоемов сильного «цветения» воды не наблюдалось. Лишь в эвтрофно-гипертрофном оз. Лунском на протяжении вегетационного периода 1996 г. развивалось сильное «цветение» *Aphanizomenon flos-aquae*, максимальная биомасса которого достигала 36.2 г/м^3, а встречаемость — 100 %. Биомасса этого вида на протяжении вегетационного периода постепенно снижалась от 35 г/м^3 в середине мая до 4—4.8 г/м^3 в конце октября (рис. 4). В этом же озере в 2000 г. при меньшем развитии фитопланктона наряду с *A. flos-aquae* (максимальна биомасса — до 12.0 г/м^3) вегетировали *Anabaena sheremetievi* P. Richt. (до 10.0 г/м^3) и *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk. (до 1.0 г/м^3). Массового развития достигал также *Gomphosphaeria lacustris*. В эвтрофном оз. Силикатном этот вид в 1995—1998 гг. присутствовал в основном как субдоминант, имеющий высокую встречаемость (83—100 %) и биомассу до 0.91 г/м^3. В гипертрофном оз. Счастливом *G. lacustris* формировала до 85 % биомассы (11.0 г/м^3) летнего фитопланктона (рис. 4). Как массовый вид *Gomphosphaeria* развивалась значительно реже других

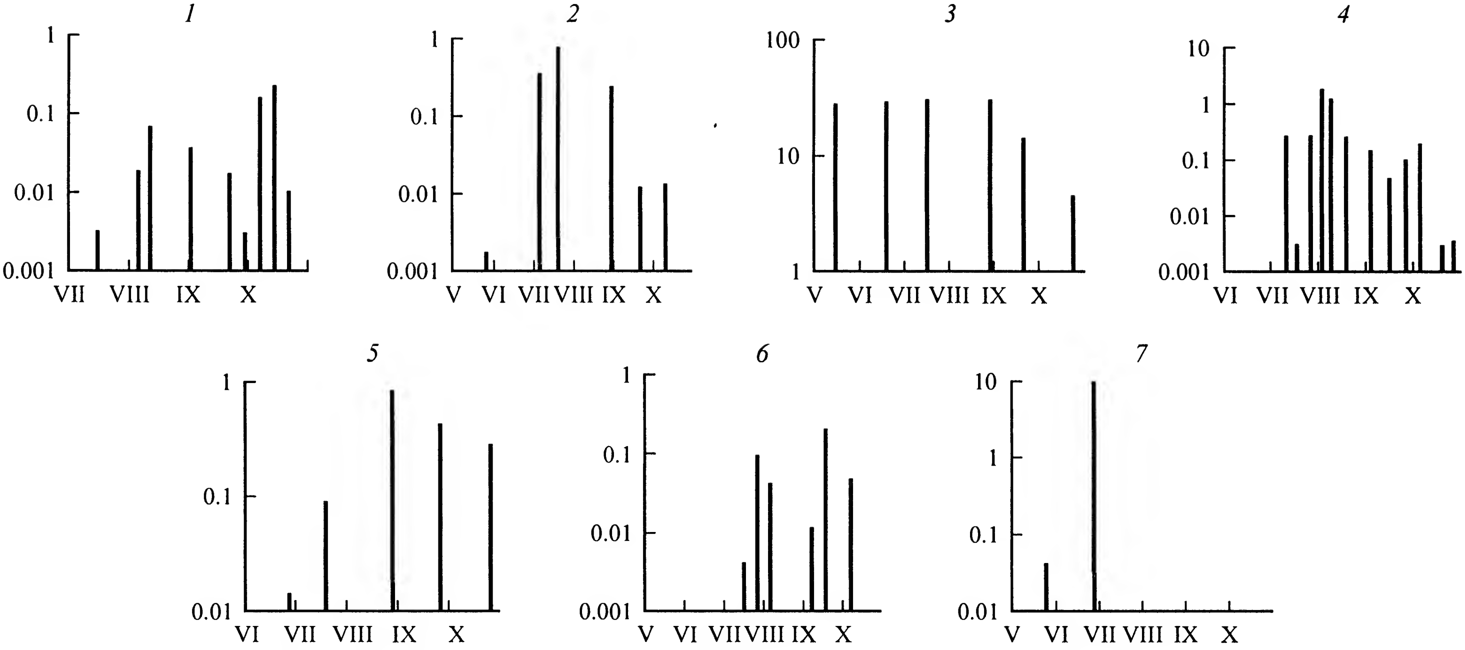


Рис. 4. Сезонная динамика биомассы *Aphanizomenon flos-aquae* (*1—4*) и *Gomphosphaeria lacustris* (*5—7*) в некоторых малых водоемах г. Нижнего Новгорода.

1 — оз. Сормовское, 1997 г.; *2* — оз. Парковое, 2000 г.; *3* — оз. Лунское, 1996 г.; *4* — то же, 2000 г.; *5* — оз. Силикатное, 1995 г.; *6* — то же, 1998 г.; *7* — оз. Счастливое, 1999 г. Обозначения осей те же, что и на рис. 1.

синезеленых водорослей главным образом в мелководных водоемах с повышенной минерализацией, например в озерах Счастливом и Силикатном. В гипертрофном оз. Мещерском в качестве доминирующего вида отмечена *Anabaena contorta* Bachm., максимальная биомасса которой достигала 3.0 г/м^3.

Биомасса синезеленых водорослей оказалась слабо положительно скоррелирована с содержанием органического вещества в воде водоемов. Снижение общей биомассы синезеленых и их доли в общей биомассе фитопланктона отмечено в водоемах с более высокой минерализацией и жесткостью вод, с ростом концентрации двухвалентных катионов, гидрокарбонатов и сульфатов. Обилие их возрастало с ростом объема воды и снижалось с увеличением удельного водосбора и степени изменчивости гидрохимического режима воды. По-видимому, для синезеленых водорослей малых водоемов с урбанизированным водосбором более значимы оказались не элементы гидрохимического режима водной среды, а морфометрические характеристики исследованных водных объектов.

Выводы

1. Малые водоемы урбанизированной территории крупного промышленного центра характеризуются высоким разнообразием состава преобладающих видов планктонных растительных сообществ. Вклад массовых видов в общую альгофлору исследованной системы водоемов превышает 25 %, что сходно с малыми реками и верховьями больших и средних рек бассейна Чебоксарского водохранилища. Это косвенно свидетельствует о нестабильности условий существования планктонных водорослей в изученных водных объектах.
2. В отличие от рек и водохранилищ Средней Волги в формирование планктонных альгоценозов городских водоемов более заметен вклад не центрических, а пеннатных бесшовных диатомовых водорослей — представителей водоемов эвтрофного типа (*Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa*, *Synedra ulna* var. *ulva* et var. *danica*, *S. acus*). Установлено массовое развитие в озерах с низким качеством воды и эвтрофно-гипертрофных по содержанию общего фосфора видов (*Rhizosolenia longiseta* — до 10.4 и *Acanthoceras zachariasii* — до 1.2 г/м^3), которые считаются индикаторами чистых, олигосапробных слабопродуктивных вод.
3. Среди зеленых водорослей в качестве доминирующих компонентов фитопланктона характерны хлорококковые (виды родов *Coelastrum*, *Oocystis* и *Pediastrum*), для отдельных водоемов — вольвоксовые (*Chlamydomonas* sp. sp., *Volvox aureus*, *Pandorina morun*, *Eudorina elegans*), зигнемовые (*Mougeotia elegantula*) и десмидиевые (виды родов *Cosmarium*, *Staurastrum*, *Cosmoastrum*). Часто относительно высокое обилие конъюгат (биомасса до 1.4—7.3 г/м^3) наблюдалось в загрязненных водоемах с низким качеством воды (V класс) и эвтрофных по содержанию биогенных элементов.
4. Доминирующие виды синезеленых водорослей обычны для водоемов замедленного водообмена умеренной зоны. В основном это *Aphanizomenon flos-aquae*, виды рода *Anabaena*, реже *Gomphosphaeria lacustris*, *Woronichinia naegeliana* и др. Сильное «цветение» синезеленых водорослей (биомасса до 40 г/м^3) наблюдалось только в эвтрофно-гипертрофном оз. Лунском. Их вегетация во многих городских озерах, несмотря на избыток биогенных элементов, по-видимому, сдерживается отсутствием устойчивой стратификации воды в большинстве из них, а также незначительными морфометрическими параметрами водоемов.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-49521).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баринова С. С. К альгофлоре Артемовского водохранилища (Приморский край) // Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1986. С. 3—21.

Болохонцев Е. Н. Наблюдения над фитопланктоном Волги за лето 1902 года // Ежегодник Волжск. Биол. ст. 1903. Вып. 1. С. 65—115.

Герасимова Н. А. Фитопланктон Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Тольятти, 1996. 200 с.

Есырева В. И. Фитопланктон Волги по наблюдениям 1931 года против г. Горького // Учен. зап. Горьков. ун-та. 1935. Вып. 4. С. 83—119.

Есырева В. И. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до г. Горького // Тр. Бот. сада МГУ. 1945. Кн. 5. Вып. 82. С. 10—90.

Корнева Л. Г., Соловьева В. В. Фитопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль, 2000. С. 41—65.

Охапкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 275 с.

Охапкин А. Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 48 с.

Охапкин А. Г. Состав и экология доминирующих видов фитопланктона водотоков и водоемов бассейна Средней Волги: зеленые, эвгленовые, криптофитовые, динофитовые, золотистые и синезеленые водоросли // Биол. внутр. вод. 2001. № 2. С. 70—76.

Охапкин А. Г., Генкал С. И. Состав и экология доминирующих видов диатомовых водорослей планктона водотоков бассейна Средней Волги. Виды рода *Stephanodiscus* Ehr. // Биол. внутр. вод. 2000. № 4. С. 36—46.

Охапкин А. Г., Генкал С. И. Состав и экология доминирующих видов диатомовых водорослей планктона водотоков бассейна Средней Волги: виды родов *Aulacosira* Thw., *Melosira* Ag., *Cyclotella* Kütz., *Cyclostephanos* Round, *Sceletonema* Grev., пеннатные диатомеи // Биол. внутр. вод. 2001. № 1. С. 27—35.

Охапкин А. Г., Юлова Г. А., Старцева Н. А. Фитопланктон малых водоемов г. Нижнего Новгорода как показатель их экологического состояния // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. Междунар. конф. СПб., 2000 а. С. 451—452.

Охапкин А. Г., Юлова Г. А., Старцева Н. А. Эколого-флористическая характеристика фитопланктона малых искусственных водоемов г. Нижнего Новгорода // Гидроботаника—2000. V Всероссийская конференция по водным растениям. Тез. докл. Борок, 2000 б. С. 64—65.

Охапкин А. Г., Юлова Г. А., Старцева Н. А. Видовой состав фитопланктона малых водоемов урбанизированных территорий и факторы его формирования // VIII съезд гидробиологич. общ-ва РАН. Тез. докл. Калининград, 2001. Т. 1. С. 198.

Охапкин А. Г., Юлова Г. А., Старцева Н. А. Состав и эколого-флористическая характеристика фитопланктона малых водоемов урбанизированных территорий (на примере города Нижнего Новгорода) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 78—88.

Павлинова Р. М. Биологическое обследование р. Волги в районе от Городца до Собчинского затона в 1926—1927 гг. // Тр. Ин-та сооружений Центр. комитета водоохранения. 1930. Вып. 11. С. 3—164.

Старцева Н. А. Фитопланктон прудов-водохранилищ Среднего и Нижнего Щелоковских как показатель антропогенного пресса // Биосистемы: структура и регуляция. Сб. трудов молодых ученых биол. факультета ННГУ. Нижний Новгород, 2000. С. 64—73.

Старцева Н. А., Охапкин А. Г., Юлова Г. А. Состав и структура фитопланктона некоторых малых водоемов г. Нижнего Новгорода как показателя качества воды // Вестн. Нижегород. госуниверситета им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. Нижний Новгород, 2001. Вып. 1(2). С. 82—90.

Старцева Н. А., Охапкин А. Г., Юлова Г. А. Фитопланктон как индикатор качества воды малых городских озер // Проблемы регионального экологического мониторинга. Матер. I Науч.-практич. конф. Нижний Новгород, 2002. С. 135.

Стенина А. С. Таксономическое и видовое разнообразие диатомовых водорослей в водоемах промышленного района Субарктики (г. Воркута) // Биол. внутр. вод. 2002. № 1. С. 9—14.

Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990. 184 с.

Трифонова И. С. Закономерности изменения фитопланктонных сообществ при эвтрофировании озер. Дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. СПб., 1994. 77 с.

Унифицированные методы исследования качества вод. Атлас сапробных организмов. М., 1977. 176 с.

Эльдарова-Сергеева М. Х. Фитопланктон дельты Волги за 1909 год // Тр. Астрахан. ихтиолог. лаб. 1913. Т. 11. Вып. 7. С. 3—83.

Chessman B. C. Phytoplankton of the La Trobe River, Victoria // Austr. J. Mar. Freshwater Res. 1985. Vol. 36. N 1. P. 115—122.

Friedrich G., Müller D. Rhine // Ecology of European Rivers / Ed. by B. A. Whytton. 1984. P. 265—315.

Hindák F., Ďurkovičová O. Das Phytoplankton des Donaunebenarmes bei der Wasserwerksinsel in Bratislava // Biologia (Bratislava). 1997. Vol. 32. N 7. P. 517—531.

Keskitalo J. The species composition and biomass of phytoplankton in the eutrophic Lake Lovojärvi, southern Finland // Ann. Bot. Fennici. 1977. Vol. 14. N 2. P. 71—81.

Kiss K. T. Phytoplankton studies in the Szigetköz section of the Danube during 1981—1982 // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1987. Vol. 78. N 2. P. 247—273.

Munavar M., Munavar I. The seasonality of phytoplankton in the North American Great Lakes, a comparative synthesis // Hydrobiologia. 1986. Vol. 138. P. 85—115.

Jordan I. T., Ross P. E., Pinel-Alloul B. Seasonal variations in phytoplankton size structure in Lake Cromwell (Laurentian Shield), Quebec // Hydrobiologia. 1988. Vol. 169. N 2. P. 167—182.

Reynolds C. S. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability // Freshwater Biol. 1984 a. Vol. 14. P. 111—142.

Reynolds C. S. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge et al., 1984 b. 384 p.

Sanecki J., Bucka H. Prognoses of changes in phytocoenoses of the River Dunajec (southern Poland) as a result of hydrotechnical constructions // Acta Hydrobiol. 1992. Vol. 34. N 4. P. 357—373.

Sládeček V. Diatoms as indicators of organic pollution // Acta Hydrochim. Hydrobiol. 1986. Vol. 14. N 5. P. 555—566.

Ucherkovich G. Phytoplankton // The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin / Ed. by H. Sioli. Dordrecht et al., 1984. P. 295—310.

Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd 26. S. 1—175.

SUMMARY

The species composition and dynamics of dominant species abundance of diatom, green and blue-green algae of the structure-forming complex of the phytoplankton communities in minor waterbodies in the urban area of Nyzhny Novgorod city have been characterized. Conditions of the species mass development have been shown, differences and similarities of major community components in the studied waterbodies, rivers and reservoirs in the Middle Volga have been demonstrated.

УДК 582.23 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 9

© В. Г. Кулаков

КУСТИСТЫЕ И ЛИСТОВАТЫЕ ЛИШАЙНИКИ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА БАСКУНЧАК

V. G. KULAKOV. FOLIOSE AND FRUTICULOSE LICHENS OF BASKUNCHAK LAKE VICINITY

Волгоградский государственный педагогический университет
400062 Волгоград, ул. Зевина, 53
Поступила 20.12.2000
Окончательный вариант получен 27.03.2003

Приводятся 32 вида и 1 разновидность кустистых и листоватых лишайников для окрестностей оз. Баскунчак (Астраханская обл.). Дается одна новая комбинация (*Anaptychia mereschkowskii*) и уточняется номенклатура ряда видов. Для исследуемой территории впервые указывается 21 вид, из них *Xanthoparmelia subdiffluens* впервые для территории России.

Ключевые слова: лишайники, флористические находки, систематика, оз. Баскунчак, Астраханская обл.

Окрестности оз. Баскунчак являются одним из наиболее хорошо исследованных в лихенологическом отношении регионов юго-восточной части Европейской России, несмотря на это имеющаяся информация далеко не полна и общий список видов не опубликован. В данной работе предлагается список листоватых и кустистых лишайников для этой территории, дополненный нашими материалами. Значимость работы возрастает в связи с недавним созданием Богдинско-Баскунчакского заповедника.

Оз. Баскунчак и его окрестности представляют собой Баскунчакскую солянокупольную структуру, расположенную на севере Прикаспийской низменности в междуречьи Волга—Урал. По берегам озера хорошо развита овражно-балочная сеть. В окрестностях озера имеется ряд положительных и отрицательных форм рельефа: гора Большое Богдо (абс. высота + 150 м), возвышенности Куба-Тау, Вах-Тау, оз. Карасун, урочище Кривая Лощина, гипсовые «поля» с различными карстовыми формами.

В геологическом строении окрестностей оз. Баскунчак принимают участие отложения палеозоя, мезозоя и кайнозоя: гипс-ангидриты, песчаники, глины, известняки и мергели.

Климат рассматриваемой территории резко континентальный и засушливый. В среднем за год выпадает 260 мм осадков при испаряемости около 1500 мм. Средняя температура января –8.5 °C, минимальная в зимний период –37 °C, средняя температура июля +25 °C, максимальная в летний период +44 °C. Господствующими являются ветры восточных румбов. Средняя годовая скорость ветра 4.6 м/сек. Безветренных дней бывает мало, около 10 (Атлас..., 1997).

Растительность представлена опустыненными полукустарничково-дерновиннозлаковыми степями (*Stipa sareptana*, *Festuca valesiaca*, *Agropyron desertorum*, *Artemisia lerchiana* [1]) в комплексе с чернополынными, вострецово-чернополынными (*Artemisia pauciflora*, *Leymus ramosus*) галофитными сообществами. В крупных балках, карстовых воронках, по берегам прудов и озер встречается кустарниковая и древесная растительность (*Prunus spinosa*, *Rhamnus cathartica*, *Tamarix ramosissima*, *Calligonum aphyllum*, *Salix alba*, *S. caspica*, *S. rosmarinifolia*, *Elaeagnus argentea*, *E. angustifolia*, *Ulmus pumila*, *Populus nigra*, *Crataegus ambigua* и др.).

Разнообразие рельефа, состав пород, наличие древесных растений обеспечивают многообразие условий местообитаний для лишайников.

За период с 1992 по 2001 гг. обработано более 500 образцов, собранных автором, более 200 образцов других коллекторов, а также использовались материалы лихенологического гербария Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Образцы автора хранятся в его личном гербарии.

В литературе из окрестностей оз. Баскунчак указывается более 60 видов, разновидностей и форм, из которых 11 являются кустистыми и листоватыми. Впервые для региона выявлен 21 вид, таким образом, приводимый ниже список включает 32 вида и одну разновидность кустистых и листоватых лишайников.

В необходимых случаях для видов приводятся номенклатурные и таксономические синонимы, под которыми они указывались для окрестностей оз. Баскунчак ранее. Для каждого вида приводятся все местонахождения с датой сбора, указанием коллекторов, которые даются сокращенно: М. А. — М. П. Андреев, К. Г. — К. А. Гребенников, С. Д. — С. Демидов, В. К. — В. Г. Кулаков, И. Н. — И. Н. Николаева, А. П. — А. В. Попов, В. С. — В. А. Сагалаев, и номером образца в гербарии. Виды распределены по семействам, в пределах которых расположены в алфавитном порядке; виды, впервые указанные для исследуемой территории, обозначены звездочкой (*).

Сем. *Peltigeraceae*

**Peltigera rufescens* (Weiss) Humb.

2 км к юго-юго-востоку от вершины горы Большое Богдо, карстовое поле, урочище Шербулак, склон глубокой балки, впадающей в карстовую воронку, на почве, 8 VII 1995, М. А. и В. К., № 2651.

Сем. *Hymeneliaceae*

Aspicilia aspera (Mer.) Tomin var. *aspera*. — *A. desertorum* var. *aspera* Mer. Мережковский (1911) : 13, 25, 37; Мережковский (1920б) : 161. — *Lecanora aspera* (Mer.) Tomin: Томин (1927) : 4, 6; Keller (1928): Taf. 43, 46.

Гора Большое Богдо: склон, на почве, 27 V 1994, А. П., № 125; западный склон, 7 V 1995, В. К., № 461; восточный склон, на красных глинах, 7 V 1995, В. К., № 500; северо-западный склон, типчаково-полынное сообщество, 24 V 1992, И. Н., № 810; южный склон, выходы гипсов, 26 V 1990, В. С., № 1058; юго-западный склон, по выходам песчаников, на почве, 26 IV 1996, В. К., № 1409; северо-восточный пологий щебнистый склон, 5 V 1995, К. Г., № 1474. Возвышенность Вах-Тау, на гипсовой почве, 8 V 1997, В. К., № 2059.

---

[1] Названия высших растений приводятся по сводке С. К. Черепанова (1995).

A. aspera var. *hispidoides* (Mer.) Tomin — *A. desertorum* var. *aspera* f. *hispidioides* Mer.: Мережковский (1911) : 37. Восточный склон горы Большое Богдо, на почве, 9 V 1997, В. К., № 2078.

A. emiliae (Tomin) Oxner — *Lecanora emiliae* Tomin: Томин (1929) : 58; Томин (1956) : 383.

Эпигейный лишайник. Произрастает на загипсованной почве. Известен из сборов начала XX в. (гербарий БИН РАН) — Баскунчак, Э. Келлер.

A. esculenta (Pallas emend. Eversmann) Flagey: Savicz (1954) : 2. — *Lichen esculentus* Pallas: Pallas (1799) : 150. *Aspicilia esculenta* (Pallas emend. Eversmann) Mer. comb. superfl.: Мережковский (1911) : 41; Mereschkowsky (1911) : 13; Томин (1926) : 25; Келлер (1926) : 9; Keller (1928): Taf. 43; Keller (1930): Taf. 45. — *A. desertorum* f. *esculenta-tesquina* Elenkin nom. invalid.: Гордягин (1905) : 13, 31; Еленкин (1907) : 221; Келлер (1907) : 42. — *A. esculenta* f. *ferruginea* Savicz: Savicz (1954) : 3.

Гора Большое Богдо: северо-восточный склон, 15 IX 1992, В. K, № 45; склон горы, на почве, 27 V 1994, А. П., № 127; на почве в типчаково-полынной ассоциации, 30 IV 1992, С. Д., № 321; западный склон горы, 7 V 1995, В. К., № 474; средняя часть склона юго-западной экспозиции горы, каменистая россыпь на солончаках, 30 IV 1992, И. Н., № 830; нижняя часть склона южной экспозиции, солончаки, 29 IV 1992, И. Н., № 839; гипсы на вершине горы, 24 V 1990, В. С., № 1057.

Форма *A. esculenta* f. *ferruginea*, по нашему мнению, не является самостоятельным таксоном, так как различие в окраске обусловлено условиями произрастания на красных пермских глинах. В понимании Палласа *Lichen esculentus* может относиться также к *A. fruticulosa* и *A. vagans*.

A. fruticulosa (Eversmann) Flagey: Savicz (1960) : 3. — *A. fruticulosa* (Eversmann) Mer. comb. superfl.: Мережковский (1911) : 41; Mereschkowsky (1911) : 14; Томин (1926) : 25; Келлер (1926) : 9; Keller (1928): Taf. 43; Keller (1930): Taf. 45. — *A. desertorum* f. *fruticulosa* (Eversmann) Elenkin: Гордягин (1905) : 31; Келлер (1907) : 42. — *A. fruticulosa* f. *ferruginea* Savicz: Savicz (1960) : 3.

Гора Большое Богдо: северо-восточный склон горы, 15 IX 1992, В. К., № 46; склон горы на почве, 27 V 1994, А. П., № 123; на почве в типчаково-полынной ассоциации, 30 IV 1992, С. Д., № 322; подножие горы, южный склон «Красной» балки, глина (красная карбонатная), сообщество типчака, полыни, астрагала, 24 V 1992, В. С., № 811; по всем склонам, солончаковые глины, каменистые россыпи песчаника, 23 V 1992, И. Н., № 819; нижняя часть склона южной экспозиции, солончаки, сообщество полыни, житняка и тюльпанов, 29 IV 1992, И. Н., № 841; средняя часть юго-западного склона, 18 IX 1993, И. Н., № 860; гипсы на вершине горы, 24 V 1990 и на южном склоне горы, 26 VI 1990, В. С., № 1056 и № 1061; западный склон горы, 7 V 1995, В. К., № 1270; северо-восточный склон горы, пологий щебнистый склон восточной экспозиции, 5 V 1995, К. Г., № 1472; склон юго-восточной экспозиции, гипсы и гипсоносные глины, на почве, 7 V 1995, В. С., № 1863. Возвышенность Вах-Тау (высота 20 м), на гипсовой почве, 8 V 1997, В. К., № 2055.

Применительно *A. fruticulosa* f. *ferruginea* справедливы замечания, приводимые к аналогичной форме у предыдущего вида.

A. hispida Mer.: Мережковский (1911) : 11; Mereschkowsky (1911) : 24; Томин (1926) : 25; Келлер (1926) : 9; Keller (1928): Taf. 43; Keller (1930): Taf. 45; Savicz (1960) : 3. — *A. hispida* f. *caespitosa* Mer.: Мережковский (1911) : 11. — *A. desertorum* f. *fragilis* Elenkin ex Gordyagin nom. nudum: Гордягин (1905) : 31; Келлер (1907) : 42. — *A. fragilis* (Elenkin) Mer. ex Keller nom. invalid.: Келлер (1927) : 48.

Гора Большое Богдо: склон горы, на почве, 27 V 1994, А. П., № 126; вершина горы, типчаково-полынная ассоциация, почва, 30 IV 1992, С. Д., № 307; склон северной экспозиции, 23 IX 1992, С. Д., № 326; западный склон горы, 7 V 1995, В. К., № 470; восточный склон горы, на почве, 9 V 1997, В. К., № 2075. Солончаковые глины, сообщество типчака, полыни, ковыля, 24 V 1992, И. Н., № 817. Гора Кубатау, на почве, 21 IX 1997, В. К., № 1780. Берег оз. Баскунчак: балка Ак-Джар (Ах-Аджар, Белая балка), на почве, 8 V 1997, В. К., № 2016; возвышенность Вах-Тау (высота 20 м), на гипсовой почве, 8 V 1997, В. К., № 2043; Название *A. desertorum* f. *fragilis* может относиться не только к *A. hispida*, но и к *A. aspera* var. *hispidoides*, так как А. А. Еленкин не различал эти 2 таксона.

A. vagans Oxner — *A. affinis* (Eversmann) Mer. non *A. affinis* (Massal.) Anzi: Мережковский (1911) : 41; Mereschkowsky (1911) : 13; Келлер (1926) : 9; Келлер (1927) : 47, 48; Keller (1928) Taf. 43, 46; Keller (1930) Taf. 45; Savicz (1956) : 3; Savicz (1967) : 3. — *A. desertorum* f. *affinis* Elenkin: Гордягин (1905) : 13, 31; Келлер (1907) : 42.

Гора Большое Богдо: северо-восточный склон, 15 IX 1992, В. К., № 1271; склон горы, на почве, 27 V 1994, А. П., № 1272 и на почве в типчаково-полынной ассоциации, 30 IV 1992, С. Д., № 1273; западный склон горы, 7 V 1995, В. К., 1274; северо-западный склон горы, на почве, 25 IV 1996, В. К., № 1408; северо-восточный склон горы, пологий щебнистый склон восточной экспозиции, 5 V 1995, К. Г., № 1477; гипсы на вершине горы, 24 V 1990, В. С., № 1275. Возвышенность Вах-Тау (высота 20 м), на гипсовой почве, 8 V 1997, В. К., № 2040.

Сем. *Parmeliaceae*

Cetraria steppae (Savicz) Kärnef. — *C. aculeata* auct. non (Schreb.) Fr.: Мережковский (1911) : 41.

2 км на юго-восток от горы Большое Богдо, 100 м севернее «Самолетной» балки, на почве, 26 IV 1996, В. К., № 1434.

**Evernia prunastri* (L.) Ach.

Суриковская балка, на коре вишни, 20 VIII 1996 и 21 IX 1997, В. К., № 1479 и № 1789.

**Melanelia acetabulum* (Neck.) Essl.

Суриковская балка, на коре вишни, 21 IX 1997, В. К., № 1785.

**M. exasperata* (De Not.) Essl.

Суриковская балка, на коре вишни, 21 IX 1997, В. К., № 1787.

**M. exasperatula* (Nyl.) Essl.

Суриковская балка, на коре вишни, 21 IX 1997, В. К., № 1786.

**M. infumata* (Nyl.) Essl.

Восточный склон горы Большое Богдо, на песчанике в верховьях «Красной балки», 9 V 1997, В. К., № 2080.

Neofuscelia ryssolea (Ach.) Essl. — *Parmelia ryssolea* (Ach.) Nyl.: Гордягин (1905) : 13; Новиков (1936) : 291; Savicz (1953) : 2. — *P. pokornyi* var. *ryssolea* (Ach.) Mer.: Мережковский (1911) : 21, 26, 41; Mereschkowsky (1911) : 8. — *P. taurica* Mer.: Мережковский (1920б) : 152. — *P. ryssolea* (Ach.) Nyl. f. *reagens* Rassad.: Рассадина (1973) : 198.

Гора Большое Богдо: у подножья, на почве, 27 V 1994, А. П., № 122; склон горы северной экспозиции, 23 IX 1992, С. Д., № 328 и 9 V 1997, В. К., № 2073; западный склон горы, 7 V 1995, В. К., № 481; восточный склон горы, на глинах, 7 V 1995, В. К., № 504; 22 IX 1993, И. Н., № 852; северо-западный склон горы, 23 V 1992, И. Н., № 856; глинистая полупустыня у подножия горы, 25 V 1990, В. С., № 1053; северный склон горы, типчаковая степь, 27 V 1990, В. С., № 1054 и полынно-злаковая полупустыня, 5 V 1995, К. Г., № 1470; юго-западный склон близ подножия, на почве, 9 V 1996, К. Г., № 1760; 2 км западнее горы Большое Богдо, на почве в степи, 7 V 1995, В. К., № 486. Вблизи горы Большое Богдо, на солончаках в ковыльно-полынно-типчаковой ассоциации, 30 IV 1992, И. Н., № 829. Гора Кубатау, на почве, 21 IX 1997, В. К., № 1774. Берез оз. Баскунчак: балка Ак-Джар (Ах-Аджар, Белая балка), на почве, 8 V 1997, В. К., № 2018. Возвышенность Вах-Тау (высота 20 м), на гипсовой почве, 8 V 1997, В. К., № 2039. Около пресного оз. Карасун (Хара-усун), на почве, 3 VI 1998, В. К., № 2415. 7.5 км северо-северо-восточнее ж.-д. ст. Богдо, степь ковыльно-белополынная, 1 VI 1998, В. К., № 2397.

**Parmelia sulcata* Taylor in Mack.

Суриковская балка, на коре вишни, 21 IX 1997, В. К., № 1788.

Xanthoparmelia camtschadalis (Ach.) Hale — *Parmelia molliuscula* var. *vagans* auct. non (Nyl.) Nyl.: Гордягин (1905) : 31. — *P. vagans* auct. non (Nyl.) Nyl.: Гордягин (1905) : 13; Мережковский (1911) : 26; Mereschkowsky (1911) : 35; Томин (1926) : 25; Keller (1930): Taf. 48; Новиков (1936) : 291; Savicz (1945) : 131. — *P. conspersa* auct. non (Ehrh.) Ach.: Becker (1866) : 189.

Гора Большое Богдо: западный склон, 7 V 1995, В. К., № 463; на почве в степи, 7 V 1995, В. К., № 485; восточный склон горы на «красных глинах», 7 V 1995, В. К., № 491; на солончаках, в ковыльно-полынно-типчаковой ассоциации, 30 IV 1992, И. Н., № 828; подножие горы, полынно-житняковая ассоциация, 29 и 30 IV 1992 и 18 IX 1993, И. Н., № 836, № 837, № 845; средняя часть южного склона, житняково-чернополынная ассоциация, 18 IX 1993, И. Н., № 846 и № 848; 22 IX 1993, И. Н., № 851; северо-западный склон, 23 V 1992, И. Н., № 857; нижняя часть юго-западного склона, на пятнах полыни (черной?), на солончаках, 18 IX 1993, И. Н., № 859 и на почве 9 V 1996, К. Г., № 1763; северный склон горы, полынно-злаковая полупустыня, на почве, 5 V 1995, К. Г., № 1471. Гора Кубатау, на почве, 21 IX 1997, В. К., № 1773. Берег оз. Баскунчак: балка Ак-Джар (Ах-Аджар, Белая балка), на почве, 8 V 1997, В. К., № 2017. Возвышенность Вах-Тау (высота 20 м), на гипсовой почве, 8 V 1997, В. К., № 2042. Около пресного оз. Карасун (Хара-усун), на почве, 3 VI 1998, В. К., № 2414. 7.5 км северо-северо-восточнее ж.-д. ст. Богдо, степь ковыльно-белополынная, 1 VI 1998, В. К., № 2398.

Указание Беккера (*P. conspersa*) может относиться также к *X. desertorum* и *X. subdiffluens*.

X. desertorum (Elenkin) Hale — *Parmelia vagans* f. *desertorum* (Elenkin) Elenkin ex Mer.: Мережковский (1911) : 21, 40; Mereschkowsky (1911) : 38; Savicz (1945) : 131. — *P. vagans* var. *desertorum* (Elenkin) Elenkin ex Tomin in Keller: Томин (1926) : 25.

Гора Большое Богдо: на почве в типчаково-полынной ассоциации, 30 IV 1992, С. Д., № 325; западный склон горы, 7 V 1995, В. К., № 464 и 9 X 1996, А. П., № 1490; средняя часть горы, пятна полыни черной, 18 IX 1993, И. Н., № 847.

**X. subdiffluens* Hale.

Гора Большое Богдо: 22 IX 1993, И. Н., № 853; северо-западный склон, 23 V 1992, И. Н., № 858. Данный лишайник довольно часто неверно определяют как *X. desertorum*. Согласно нашим наблюдениям и данным гербария БИН РАН (LE), *X. desertorum* не встречается на территории России западнее р. Волги и в этом регионе за нее часто принимают *X. subdiffluens*. Для окрестностей оз. Баскунчак и России указывается впервые.

Сем. *Physciaceae*

Anaptychia mereschkowskii (Tomin) Kulakov comb. nov. — *Physcia mereschkowskii* Tomin (1927) 1—2 : 5. — *Ph. desertorum* (Ruprecht) Savicz (1938) 4, 10—12 : 1—4 p. p. excl. typo. — *Ph. caesia* var. *melops* auct. non (Duf.) Wain.: Мережковский (1911a) : 21, 41.

Lectotypus (Kulakov, hic designatus): Астраханская губерния, окрестности Баскунчакского оз. по склонам холмов на выходах гипса, VIII 1927, № 55, М. Томин (LE).

Гора Большое Богдо: восточный склон, на «красных глинах», 7 V 1995, В. К., № 495; юго-западный склон горы, на каменных уступах «Гребешков», 26 IV 1996, В. К., № 1420; склон северной экспозиции «Самолетной», балки, на гипсах, 26 IV 1996, В. К., № 1428; нижняя часть Суриковской балки, на песчанике, 27 IV 1996, В. К., № 1449; восточный склон, на почве, 9 V 1997 и на песчанике в верховьях «Красной балки», 9 V 1997, В. К., № 2074 и № 2247. Балка Пещерная, гипсы, 6 V 1997, В. С., № 1862. Возвышенность Вах-Тау (высота 20 м), на гипсовой почве, 8 V 1997, В. К., № 2044. Около пресного оз. Карасун (Хара-усун), на гипсах, 3 VI 1998, В. К., № 2409.

Все известные нам указания *Ph. desertorum*, кроме типового образца, относятся к *Anaptychia mereschkowskii*.

J. Poelt (1969 : 107), изучив образцы *Physcia desertorum* из окр. оз. Баскунчак, изданные В. П. Савичем в эксиккатах (Savich, 1948), обнародовал комбинацию *Anaptychia desertorum* (Ruprecht) Poelt. Ранее В. П. Савич (1938), свел *Physcia mereschkowskii*, описанный из окр. оз. Баскунчак М. П. Томиным (1927), в синонимы *Ph. desertorum* (=*Parmelia desetrorum* Ruprecht) (1845) in Bongard et Meyer в: Memoires de l'Acad. d. Sc. de St.-Petersb. VI serie, 4, 2 : 234. Lectotypus (Kulakov, hic designatus): побережье оз. Зайсан у Бархотского Мыса, собрал Политов, 1838 (LE). Изучив образцы, собранные в окрестностях оз. Баскунчак, и типовые образцы *Ph. desertorum*, мы обнаружили существенные различия: *Ph. desertorum* не образует соралей и имеет параплектенхимный верхний коровый слой (из-за крайне малого объема и плохого состояния типового материала мы не можем точно утверждать о наличии последнего признака). *Ph. mereschkowskii* густо покрыта соралями с темными соредиями, имеет верхний коровый слой из параллельно идущих гиф и габитуально отличается от *Ph. desertorum*. Мы считаем целесообразным восстановить видовую самостоятельность *Ph. mereschkowskii*, тем более, что и В. П. Савич указывал на значительное различие образцов М. П. Томина и Рупрехта.

**Phaeophyscia nigricans* (Floerke) Moberg.

Окрестности пресного пруда (3 км на северо-запад от горы Большое Богдо), на коре вяза, 25 IV 1996, В. К., № 1397. Гора Большое Богдо, средняя часть Суриковской балки, на коре деревьев, 27 IV 1996, В. К., № 1441 и № 1443. Окрестности пресного оз. Карасун (Хара-Усун), на стволах тополей, 8 V 1997, В. К., № 2035. Окрестности пресного Красного оз., на стволах тополей (*Populus nigra*) и ив (*Salix fragilis*), 9 V 1997, В. К., № 2071.

**Ph orbicularis* (Neck.) Moberg.

Гора Большое Богдо, Суриковская балка, на коре деревьев, 7 V 1995, В. К., № 458. Окрестности пресного оз. Карасун (Хара-Усун), на стволах тополей, 8 V 1997, В. К., № 2033. Окрестности пресного Красного оз., на стволах тополей (*Populus nigra*) и ив (*Salix fragilis*), 9 V 1997, В. К., № 2067.

**Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier.

Гора Большое Богдо: средняя часть Суриковской балки, на коре деревьев, 27 IV 1996, В. К., № 1438; склон балки южной экспозиции, на стволе лоха (*Elaeagnus angustifolia*), 9 V 1996, К. Г., № 1766. Окрестности пресного пруда (3 км на северо-запад от горы Большое Богдо), на коре вяза, 25 IV 1996, В. К., № 1398. Берег оз. Баскунчак: между горой Большое Богдо и Кордонной балкой, на коре селитрянки, 25 IV 1996, В. К., № 1406. Окрестности пресного оз. Карасун (Хара-Усун), на стволах тополей, 8 V 1997 и на сведе, 3 VI 1998, В. К., № 2034 и № 2426. Окрестности пресного Красного оз., на стволах тополей (*Populus nigra*) и ив (*Salix fragilis*), 9 V 1997, В. К., № 2070.

**Ph. dimidiata* (Arnold) Nyl.

Гора Большое Богдо: Суриковская балка, на коре деревьев, 7 V 1995 и 27 IV 1996, В. К., № 459 и № 2081; склон северной экспозиции «Самолетной» балки, на гипсах, 26 IV 1996, В. К., № 1432; на песчанике в верховьях «Красной балки», 9 V 1997, В. К., № 2081.

**Ph. dubia* (Hoffm.) Lett.
Гора Большое Богдо: юго-западный склон, на каменных уступах Гребешков, 26 IV 1996, В. К., № 1421; нижняя часть Суриковской балки, на песчанике, 27 IV 1996, В. К., № 1460.

**Ph stellaris* (L.) Nyl.
Гора Большое Богдо: Суриковская балка, на коре деревьев, 7 V 1995 и 27 IV 1996, В. К., № 460 и № 1442. В 5 км на северо-запад от горы, 15 IX 1992, В. К., № 2248. Берег оз. Баскунчак: между горой Большое Богдо и Кордонной балкой, на коре селитрянки, 25 IV 1996, В. К., № 1405. Окрестности пресного оз. Карасун (Хара-Усун), на стволах тополей, 8 V 1997, В. К., № 2036. Окрестности пресного Красного оз., на стволах тополей (*Populus nigra*) и ив (*Salix fragilis*), 9 V 1997, В. К., № 2066.

**Physconia perisidiosa* (Erichsen) Moberg.
Восточный склон горы Большое Богдо, на песчанике, покрытом мхом, в верховьях «Красной балки», 9 V 1997, В. К., № 2079.

Сем. *Teloschistaceae*

Teloschistes lacunosus (Ruprecht) Savicz — Савич (1935) : 315, 316; Savicz (1935) : 535. — *T. brevior* var. *halophyla* (Elenkin) Elenkin ex Gordyagin: Гордягин (1905) : 13, 31 — *T. brevior* f. *halophyla* (Elenkin) Elenkin ex Tomin in Keller: Томин (1926) : 26.
Гора Большое Богдо: склон горы, на почве, 27 V 1994, А. П., № 124; восточный склон горы, на «красных глинах», 7 V 1995, В. К., № 489; средняя часть северо-западного склона горы, на солончаковых глинах, каменистая осыпь, житняково-полынное сообщество, 23 V 1992, И. Н., № 814; юго-западный склон горы, склон «Гребешков» южной экспозиции, 26 IV 1996, В. К., № 1410; северо-восточный макросклон горы, глинистый склон южной экспозиции, 5 V 1995, К. Г., № 1478.

**Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr.
Окрестности пресного оз. Карасун (Хара-Усун), на стволах тополей, 8 V 1997, В. К., № 2037. Окрестности пресного Красного оз., на стволах тополей (*Populus nigra*) и ив (*Salix fragilis*), 9 V 1997, В. К., № 2063.

**X. fallax* (Hepp) Arnold.
Гора Большое Богдо, Суриковская балка, на коре деревьев, 7 V 1995 и 27 IV 1996, В. К., № 457 и № 1447. Юго-Восточный берег оз. Баскунчак, 21 IX 1997, В. К., № 1781.

**X. parietina* (L.) Th. Fr.
Гора Большое Богдо, Суриковская балка, на коре деревьев, 7 V 1995, В. К., № 456. Берег оз. Баскунчак: между горой Большое Богдо и Кордонной балкой, на коре селитрянки, 25 IV 1996, В. К., № 1404. Окрестности пресного оз. Карасун (Хара-Усун), на стволах тополей, 8 V 1997, В. К., № 2038. Окрестности пресного Красного оз., на стволах тополей (*Populus nigra*) и ив (*Salix fragilis*), 9 V 1997, В. К., № 2064.

Сем. *Cladoniaceae*

**Cladonia foliacea* (Huds.) Willd.
Гора Большое Богдо: типчаково-полынная ассоциация, на почве, 30 IV 1992, С. Д., № 323; восточный склон горы, на «красных глинах», 7 V 1995, В. К., № 488; 22 IX 1993, И. Н., № 854; склон северной экспозиции «Самолетной» балки, 26 IV 1996, В. К., № 1424; северный склон горы, полынно-злаковая полупустыня, на

почве, 5 V 1995, К. Г., № 1468; юго-западный склон горы близ подножия, на почве, 9 V 1996, К. Г., № 1764; урочище Шербулак, карстовое поле, на почве, 8 VII 1995, М. А. и В. К., № 2649. Возвышенность Вах-Тау (высота 20 м), на гипсовой почве, 8 V 1997, В. К., № 2041.

**Cladonia pocillum* (Ach.) Grognot.

Гора Большое Богдо: склон северной экспозиции «Самолетной» балки, на гипсах, 26 IV 1996, В. К., № 1429; полынно-злаковая полупустыня, на почве, 5 V 1995, К. Г., № 1466; склон юго-западной экспозиции близ подножия, на почве, 9 V 1996, К. Г., № 1765.

**Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm.

Гора Большое Богдо: свободное освещенное пространство у подножия, типчаково-полынная ассоциация, 30 IV 1992, С. Д., № 318; склон северной экспозиции «Самолетной» балки, 26 IV 1996, В. К., № 1423.

Благодарности

Благодарю сотрудников Отдела лихенологии и бриологии БИН РАН, особенно М. П. Андреева и Ю. В. Котлова за всестороннюю помощь в написании данной статьи; А. А. Заварзина за помощь в определении образцов рода *Peltigera*; А. В. Попова за предоставленную литературу и информацию о лишайниках; И. Н. Сафронову за консультации по растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Е. И. Флора споровых растений Казахстана. Т. XI. Лишайники. Алма-Ата, 1978. Кн. 1. 264 с.

Андреева Е. И. Флора споровых растений Казахстана. Т. XI. Лишайники. Алма-Ата, 1983. Кн. 2. 308 с.

Андреева Е. И. Флора споровых растений Казахстана. Т. XI. Лишайники. Алма-Ата, 1987. Кн. 3. 296 с.

Атлас Астраханской области / Гл. ред. В. А. Пятин. М., 1997. 49 с.

Гордягин А. Я. Поездка в Астраханскую пустыню // Тр. общ-ва естествоисп. при Императорском Казанском ун-те. Казань, 1905. Т. 39. Вып. 4. С. 3—31.

Еленкин А. А. Флора лишайников Средней России. Часть 2-я: семейства *Lecanoraceae*, *Pertusariaceae*, *Candelariaceae*, *Theloschistaceae*, *Lecideaceae* (от рода *Baeomyces* до *Psora* включительно). Михайловское, 1907. 360 с.

Келлер Б. А. Очерки и заметки по флоре юга Царицинского уезда / Под ред. Н. А. Димо, Б. А. Келлер. В области полупустыни: Почвенные и ботанические исследования на юге Царицинского уезда Саратовской губернии. Саратов, 1907. С. 1—215.

Келлер Б. А. Низшие растения на почвах. Низшие растения на зональных почвах и столбчатых солонцах в полупустыне // Б. А. Келлер. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитосоциологические. Воронеж, 1926. Вып. 2. С. 1—16.

Келлер Б. А. Из жизни растений засоленных почв полупустыни. I. Кокпек (*Atriplex canum* C. A. Mey.) и бьюрген (*Anabasis salsa* Volk.) на вершине горы Большое Богдо // Юбилейный сб., посвященный И. П. Бородину. Л., 1927. С. 46—50.

Мережковский К. С. Лихенологическая поездка в Киргизские степи (гора Богдо) // Тр. общ-ва естествоисп. при Императорском Казанском ун-те. Казань, 1911. Т. 43. Вып. 5. С. 1—42.

Мережковский К. С. Дополнение к списку лишайников окрестностей Ревеля. Казань, 1913. 73 с.

Мережковский К. С. К познанию лишайников окрестностей Казани // Тр. Бот. музея Российской академии наук. 1920а. 18. С. 93—142.

Мережковский К. С. Список лишайников Крыма // Тр. Бот. музея Российской академии наук. 1920б. 18. С. 143—180.

Новиков Г. Н. Северная часть Каспийской равнины (в пределах Заволжья) как объект сельскохозяйственного освоения // Растительность Каспийской низменности между реками Волгой и Уралом. (Серия Волжско-Каспийская. Вып. 2). М.; Л., 1936. Т. 1. С. 271—294.

Окснер А. М. Флора лишайників України. Киев, 1968. Т. 2. Вып. 1. 500 с.

Окснер А. Н. Новые таксономические комбинации и названия видов рода *Aspicilia* // Новости сист. низш. раст. Л., 1972. Т. 9. С. 286—292.

Окснер А. М. Флора лишайників України. Киев, 1993. Т. 2. Вып. 2. 542 с.

Определитель лишайников СССР: Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. Л., 1971. Вып. 1. 412 с.

Определитель лишайников СССР: Калициевые — Гиалектовые. Л., 1975. Вып. 3. 275 с.

Определитель лишайников СССР: Веррукариевые — Пилокарповые. Л., 1977. Вып. 4. 344 с.

Определитель лишайников СССР: Кладониевые — Акароспоровые. Л., 1978. Вып. 5. 305 с.

Определитель лишайников России: Алекториевые, Пармелиевые, Стереокаулоновые. СПб., 1996. Вып. 6. 203 с.

Рассадина К. А. Новые формы и комбинации в сем. *Parmeliaceae*, принятые в Определителе Лишайников СССР, 1 // Новости сист. низш. раст. Л., 1973. Т. 10. С. 196—200.

Резенен В. Новые лишайники из СССР // Систематические заметки по материалам гербария им. П. Н. Крылова при Томском гос. ун-те им. В. В. Куйбышева. 1938. Т. 12. № 1. С. 1—2.

Савич В. П. Teloschistes lacunosus (Rupr.) Savicz // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. II. М.; Л., 1935. Вып. 2. С. 313—316.

Савич В. П. О лишайнике *Parmelia desertorum* Ruprecht // Бот. матер. Отд. споровых растений Бот. ин-та АН СССР. 1938. Т. 4. Вып. 10—12. С. 1—4.

Томин М. П. Почвенные лишайники. Лишайники, встречающиеся на солонцеватых почвах в полупустынной области Юго-Востока // Б. А. Келлер. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитосоциологические. Воронеж, 1926. Вып. 2. С. 17—31.

Томин М. П. Новые виды лишайников, найденные в окрестностях Баскунчакского озера Астраханской губернии // Природа и сельское хозяйство засушливо-пустынных областей СССР. Воронеж, 1927. № 1—2. С. 3—8.

Томин М. П. Новые виды почвенных лишайников // Природа и сельское хозяйство засушливо-пустынных областей СССР. Воронеж, 1929. № 3. С. 57—59.

Томин М. П. Новый вид лишайника на Алтае // Систематические заметки по материалам Гербария Томского ун-та. Томск, 1931. № 2. С. 1—2.

Томин М. П. Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР. Минск, 1937. 312 с.

Томин М. П. Определитель корковых лишайников европейской части СССР. Минск, 1956. 534 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Becker A. Reise in die Kirgisensteppe, nach Astrachan und an das Caspische Meer // Bull. Soc. des Naturalistes de Moscou. Jena, 1866. T. 39. N 3. P. 163—207.

Keller B. A. Die Vegetation der Salzboden in der grossen Halbwueste des Bundes d. S. S. R. // Vegetationsbilder. Jena, 1928. Reihe 18. Heft 8.

Keller B. A. Die Erdflechten und Cyanophyceen am unteren Lauf der Wolga und des Ural // Vegetationsbilder. Jena, 1930. Reihe 20. Heft 8.

Magnusson A. H. A monograph of the genus *Acarospora* // Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. Tredje ser. 1929. Bd 7. N 4. 400 p.

Mereschkowsky C. Schedulae ad Lichenes Rossiae exsiccatos. Kazan, 1911. 47 c.

Pallas P. S. Bemerkungen auf einer Reise in die südlichen Statthalterschaften des Russischen Reichs in den Jahren 1793 und 1794. Leipzig, 1799. Bd 1.

Poelt J. Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. Lehre, 1969. 757 p.

Poelt J., Kruger U. Die Verbreitungsverhältnisse der Flechtengattung *Squamarina* in Europa // Fedd. Repert. 1970. Bd 81. H. 1—5. S. 187—201.

Savicz V. P. Lichenotheca Rossica. Decas III // Изв. Главн. Бот. сада. 1930. Т. 29. Вып. 1—2. С. 193—196.

Savicz V. P. Lichenotheca Rossica. Decas IV (1935) // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. II. М.; Л., 1935. Вып. 2. С. 533—536.

Savicz V. P. Lichenotheca Rossica. Decas V (1945) // Бот. матер. Отдела споровых растений Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1945. Т. 5. Вып. 10—12. С. 129—132.

Savicz V. P. Lichenotheca Rossica. Decas VI (1953) // Бот. матер. Отдела споровых растений Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1953. Т. 9. С. 1—5.

Savicz V. P. Lichenotheca Rossica. Decas VII (1954) // Бот. матер. Отдела споровых растений Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1954. Т. 10. С. 1—5.

Savicz V. P. Lichenotheca Rossica. Decas VIII (1956) // Бот. матер. Отдела споровых растений Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1956. Т. 11. С. 1—4.

Savicz V. P. Lichenotheca Rossica. Decas X (1960) // Бот. матер. Отдела споровых растений Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1960. Т. 13.

Savicz V. P. Lichenotheca Rossica. Decas XV (1965) // Новости сист. низш. раст. Л., 1965. Т. 2. С. 163—166.

Savicz V. P. Lichenotheca Rossica. Decas XVII (1967) // Новости сист. низш. раст. Л., 1967. Т. 4. С. 277—281.

SUMMARY

32 species and 1 variety of foliose and fruticulose lichens are listed for the vicinity of Baskunchak Lake (Russia, Astrakhan Region). One new combination (*Anaptychia mereschkowskii*) is given. Nomenclatural data for some taxa are specified. 21 species are recorded for the first time for the area under study; one species (*Xanthoparmelia subdiffluens*) for the first time for Russia.

УДК 581 : 582.594.2 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 9

© Е. В. Андронова

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПРОРОСТКОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *DACTYLORHIZA* (*ORCHIDACEAE*) ПОСЛЕ ИХ ПЕРЕСАДКИ ИЗ КУЛЬТУРЫ *IN VITRO* В ПРИРОДУ

E. V. ANDRONOVA. PECULIARITIES OF DEVELOPMENT OF *DACTYLORHIZA* (*ORCHIDACEAE*) SEEDLINGS AFTER THEIR TRANSFER FROM *IN VITRO* CULTURE TO THE NATURE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: Batygina@TB1390.spb.edu

Поступила 21.02.2003

Обсуждаются результаты изучения развития проростков *Dactylorhiza baltica, D. purpurella* и *D. okellyi* после их пересадки из культуры *in vitro* в природу. Проростки, 2—3 года развивавшиеся в культуре *in vitro*, имеют 1—4 корня и характеризуются моноподиальным типом нарастания побега, трубчатыми листьями и отсутствием тубероидов. В условиях Ленинградской обл. они способны перезимовывать в стадии розетки листьев. Листья продолжают свое развитие на следующий год, тогда как корневая система растений полностью обновляется. Первый тубероид закладывается на следующий после пересадки год из верхушечной почки (на примере *D. baltica*). Изучение растений *D. purpurella* и *D. okellyi*, проведенное после высадки двухлетних проростков из культуры *in vitro* в природу, показало, что через 3 года их развития в природе (общий возраст достиг 5 лет) они находятся на разных стадиях онтогенеза: ювенильной, имматурной и вегетативной, генеративной. У ювенильных растений тубероид формировался из верхушечной почки, у остальных — из пазушной. Подтверждено, что первичный побег у некоторых представителей рода *Dactylorhiza* может нарастать моноподиально несколько лет не только в условиях культивирования *in vitro*, но и в условиях *in situ*.

Ключевые слова: орхидные, *Dactylorhiza*, развитие проростков.

Для размножения видов орхидных рода *Dactylorhiza*, которое в естественных условиях лимитируется различными биогенными и абиогенными факторами, успешно используется асимбиотическое культивирование *in vitro* (Андронова и др., 2000). Сеянцы некоторых видов орхидных (*Cypripedium calceolus, Gymnadenia conopsea, Epipactis palustris, Dactylorhiza* sp.), полученные таким образом, были репатриированы в природу, где они успешно прижились и росли. Через 3 года у данных растений наблюдались цветение и плодообразование (Zakharova, Batygina, 1996, Батыгина, Лукс, персональное сообщение).

Для представителей рода *Dactylorhiza* характерно ежегодное формирование почки возобновления. Растения имеют зачатки листьев побега будущего года и запасающий орган, сформированный из тканей стебля и корня. В целом данная структура получила название стеблекорневого клубня, или тубероида (Dressler, 1981). Распространенная точка зрения о том, что тубероид формируется из пазушной почки (Rasmussen, 1995), была уточнена исследованиями Т. Н. Виноградовой (1999), которая показала, что первая почка возобновления у молодых растений *Dactylorhiza maculata*, развивающихся в природе, формируется не из пазушной, а из верхушечной почки (Vinogradova, Andronova, 2002). Однако у проростков, развивающихся в культуре *in vitro* при постоянной температуре (+20 °C), пазушные почки не формируются совсем, а верхушечная почка дает все новые, и новые зеленые листья. Тубероиды у таких проростков не образуются. Каким же образом происходит их развитие после пересадки из культуры *in vitro* в природу? Литературные данные по этому вопросу отсутствуют. В данной статье изложены результаты изучения развития проростков некоторых видов рода *Dactylorhiza* после их пересадки из культуры *in vitro* в почву.

Материал и методика

В качестве объектов исследования послужили проростки *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova, *D. purpurella* (T. Stephenson et T. A. Stephenson) Soó, *D. okellyi* (Druce) Aver., выращенные в культуре *in vitro*.

Семена *D. baltica* были собраны в 1996 г. с растений, интродуцированных в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова РАН, и посеяны на модифицированную среду Кнудсона (Андронова, 1986). Протокормы пересаживали на модифицированные безгормональные среды Фаста (Fast, 1982) и Харвейса (Куликов, 1995). Проростки были высажены в почву в августе 2000 г. С мая по сентябрь 2001 г. проводили исследование и описание структурных особенностей подземных и надземных частей органов проростков.

Проростки *D. purpurella* и *D. okellyi*, полученные из семян в культуре *in vitro* в 1996 г., были любезно предоставлены Cornelius Sönksen (Германия) осенью 1997 г. В 1998 г. проростки были высажены в почву. В 1999—2001 гг. проводились наблюдения за развитием надземных органов растений. Осенью 2001 г. были сделаны описания структурных особенностей как надземной, так и подземной частей данных растений.

Экспериментальная площадка по изучению приживаемости и развития проростков была заложена в Киришском р-не Ленинградской обл.

Результаты исследования

Dactylorhiza baltica. Проростки в момент высадки в почву имели побег, состоящий из утолщенного кремового цвета основания и вытянутых свернутых в трубку бледно зеленого цвета листьев. Кроме этого, имелись 1—2 листа коричневого цвета. От основания побега отходили 3—4 корня (табл. I, *1*). Их длина была сопоставима с длиной побега. Корни были слегка утолщенные, имели светло-коричневый цвет и белые кончики. По всей длине корни имели опушение.

В мае следующего года перезимовавшие проростки имели розетку зеленых листьев, состоящую из 2 крупных, расположенных супротивно листьев с хорошо развитой листовой пластинкой и выступающего из центра розетки кончика третьего листа (табл. I, *2*). Подземная часть проростков состояла из корней и утолщенного основания побега, которое окружало несколько коричневых листьев (табл. I, *3—5*). Количество корней уменьшилось до 1—2. Следовательно, часть корней в осенне-зимний период полностью дегенерировала. Некоторые из оставшихся корней были черного цвета, т. е. уже погибли, но еще не отделились от проростка. В основании побега был виден зачаток нового утолщенного корня. Почка возобновления имелась у самого крупного из изученных растений. У остальных ее еще не было видно.

В течение лета число листьев у проростков не увеличилось. Наблюдался рост их листовых пластинок, на которых появились характерные для растений данного вида темные пятна.

В сентябре у проростков практически все старые корни отмерли и отвалились. Молодой тубероид в большинстве случаев имел однокорневое окончание, но у самого крупного из проростков — двукорневое (табл. I, *6—8*). При основании почки тубероида были видны зачатки новых корней.

Не вызывало никакого сомнения, что почка возобновления у самого мелкого из проростков сформировалась из верхушечной почки материнского растения (табл. I, *6а—6в*). У более крупных проростков она располагалась в боковой позиции материнского побега (табл. I, *8а*) и ее происхождение было не столь очевидным. После удаления у таких проростков их первых 2 зеленых листьев оказалось, что влагалище их 3-го зеленого листа наполовину или более чем наполовину окружало почку возобновления (табл. I, *7а,б, 8б,в*), указывая тем самым, что она также сформировалась из верхушечной почки материнского растения.

Dactylorhiza purpurella. Проростки в момент высадки в почву имели 2—3 листа разной длины, так что они последовательно выходили один из другого, представляя собой единую трубку. Первые листья (в числе 1—2) были желто-кремового цвета, а последний 3-й был длиннее других и зеленого цвета. Основание проростков было слегка утолщено, от него отходили корни. Проростки находились на этапе заложения и активного роста корней, которые имели бело-желтый цвет и были сильно опушены. Некоторые корни были сильно утолщены.

Развитие надземных органов проростков после их посадки в почву в 1998 г. и до весны 2001 г. изучено у 4 растений. В сентябре следующего после высадки года растения в этой группе имели следующие морфологические характеристики: одно с 2 длинными и широкими листьями, еще одно с 1 длинным узким листом и 2 имели по 1 недлинному узкому листу (табл. II, *1*). Через 2 года летом одно растение имело 2 широких длинных листа, другое — 2 длинных узких листа, и остальные 2 — по одному длинному узкому листу (табл. II, *2*). Через 3 года (весна) у растения, которое в предыдущие годы изучения отличалось от других крупными размерами своих листьев, был виден зачаток цветочной стрелки, одно растение имело 3 широких листа, а 2 других имели по 2 широких листа (табл. II, *3*).

Анализ всех растений, произрастающих на экспериментальной площадке в мае 2001 г., показал, что 5 из 7 растений имели розетку из 2—3 зеленых листьев, одно — только 1 лист, и еще одно — 4 зеленых листа и генеративный побег. Количество чешуевидных листьев не учитывалось. Подземная часть растений с 2—3 листьями состояла из 2—3 длинных темно-коричневых корней, один из которых был утолщен (табл. II, *4*, *5*). У растений обнаружена почка возобновления, расположенная в боковой части основания побега.

Растение зацвело в июне. Соцветие состояло из 12 цветков. У остальных растений наблюдался рост листьев, их количество оставалось без изменений.

В сентябре 4 растения были извлечены из почвы. У 2 из них (среди них цветущее растение) наблюдалось сильное повреждение запасающих подземных органов (табл. II, *6*, *7*). Почка возобновления и часть утолщенного корня были съедены вредителями. По-видимому, эти растения погибнут.

Тубероид у цветущего экземпляра имел уплощенную форму и 2 корневых окончания. У остальных растений тубероиды имели цилиндрическую форму.

У растения с 2 зелеными листьями цилиндрический тубероид не имел корневого окончания, почка возобновления имела зачатки 3 листьев, из которых первые 2 были бело-желтые, а 3-й зеленый. От основания почки возобновления отходили 3 тонких корня. Когда молодой тубероид отделили от материнского растения, стало очевидным, что он сформировался из его пазушной почки.

У маленького растения с 1 зеленым листом новый тубероид имел цилиндрическую форму и 1 корневое окончание. Его почка также содержала зачатки 3 листьев. От основания почки нового тубероида отходили 2 тонких корня. Влагалище единственного зеленого листа материнского растения окружало молодой тубероид примерно наполовину. Следовательно, почка возобновления сформировалась из верхушечной почки материнского растения.

Dactylorhiza okellyi. Проростки данного вида в момент высадки в почву по своему строению походили на проростки вышеописанного вида *D. purpurella*. Растения через год после высадки имели 1 некрупный широкий лист (табл. II, *8*). К маю 2001 г. на экспериментальной площадке росли 2 растения. Одно из них имело розетку из 2 зеленых листьев, другое — 1 зеленый лист (табл. II, *9*).

В сентябре новый тубероид у растения с 2 зелеными листьями был цилиндрической формы, но слегка уплощенный. Он имел 2 корневых окончания. Почка возобновления сформировалась из пазушной почки материнского растения (табл. II, *10а—в*).

Новый тубероид у 2-го, но более мелкого растения, был цилиндрической формы, не имел корневых окончаний. От основания его почки отходил один тонкий корень. Основание единственного зеленого листа материнского растения окружало молодой тубероид (табл. II, *11а—б*), указывая на то, что он сформировался на базе его верхушечной почки.

Обсуждение

Сеянцы представителей рода *Dactylorhiza*, 2—3 года развивавшиеся в асимбиотической культуре *in vitro*, как правило, имеют 1 побег с утолщенным основанием и несколькими листьями (1—2 чешуевидных и 2—3 зеленых, свернутых в трубку) и несколько (1—4) корней. Проростки характеризуются задержкой развертывания ассимилирующих листьев и торможением или полным отсутствием дифференциации органов возобновления — тубероидов. По сравнению с молодыми растениями на сопоставимой стадии развития в природе они имеют большее число корней. Проростки, обнаруженные в природе, как правило, не имеют корней, за исключением корневых окончания тубероидов (Андронова и др., 2000, Vinogradova, Andronova, 2002).

После пересадки проростков из культуры *in vitro* в почву наблюдается разворачивание листовых пластинок, отмирание старых корней, заложение и рост новых. Такие растения способны пережить холодный зимний период, находясь на стадии надземной розетки листьев, как это наблюдалось в случае *D. baltica*. Проростки данного вида были высажены в почву поздно летом (в августе), и к наступлению зимы у них еще не успела сформироваться почка возобновления будущего года. На следующий год побег и его перезимовавшие листья продолжали свое развитие, тогда как корни полностью обновились. Побег нарастал моноподиально: его верхушечная почка дала начало тубероиду.

Считается, что особенностью асимбиотически растущих проростков видов трибы *Orchidoideae* является более длительный моноподиальный рост первичного побега и задержка или полное отсутствие перехода к симподиальному росту (Андронова и др., 2000). По данным Виноградовой (1999), полученным при изучении материала из природы, апикальная почка двухлетних сеянцев на стадии одного зеленого листа у *D. maculata* является почкой возобновления. Тубероид по мере своего роста разрывает влагалище зеленого листа и выносит почку из-под его защиты. При этом почка возобновления, являясь по своей природе верхушечной, выглядит как боковая. Таким образом, первичный побег по крайней мере 2—3 года может развиваться моноподиально, не переходя к симподиальному росту (Виноградова, 1999).

Молодые растения *D. purpurella* и *D. okellyi* к моменту высадки в почву имели одинаковый календарный возраст: 5 лет от момента посева семян и 3 года от момента пересадки проростков в почву. В соответствии с принятой для орхидных классификацией онтогенетических стадий их развития (Вахрамеева, Денисова, 1983) в 2001 г. среди 9 растений оказались: ювенильных (с одним зеленым листом) — 2, имматурных или вегетативных (с 2—3 листьями) — 6 и генеративных (с 4 листьями, цветущее) — 1. У ювенильных растений почка возобновления формировалась из верхушечной почки материнского растения. У остальных — она была пазушная по своему происхождению. Таким образом, у некоторых представителей рода *Dactylorhiza* первичный побег может нарастать моноподиально несколько лет не только в условиях культивирования *in vitro*, но и *in situ*. Результаты исследования согласуются с данными, представленными ранее Виноградовой (1999) по *D. maculata*.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта «Ведущие научные школы России» (руководитель Т. Б. Батыгина) № 00-15-97828 и 6-го конкурса-экспертизы инициативных проектов молодых ученых РАН. Автор благодарит Т. Н. Виноградову за ценные советы при обсуждении результатов настоящего исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронова О. В. Культивування *in vitro* насіння і зародків видів роду *Dactylorhiza* Nevski (*Orchidaceae*) // Укр. бот. журн. 1986. Т. 43. № 6. С. 79—81.

Андронова Е. В., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. и др. Проблемы и перспективы семенного размножения *in vitro* орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 2000. Т. 3. С. 513—524.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Ятрышник (Пальчатокоренник) пятнистый — *Dactylorhiza maculata* Soó и Ятрышник Фукса — *D. fuchsii* Soó // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983. С. 12—15.

Виноградова Т. Н. Два варианта развития ювенильных растений в естественной популяции *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. (*Orchidaceae*) // Бюл. моск. общ-ва испыт. природы, отд. биолог. 1999. Т. 104. Вып. 4. С. 40—45.

Куликов П. В. Экология и репродуктивные особенности редких орхидных Урала: Дисс. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 487 с.

Dressler R. L. The orchids: natural history and classification. Cambridge, 1981. 394 p.

Fast G. European terrestrial orchids (symbiotic and asymbiotic methods) // Orchid biology: reviews and perspectives / Ed. by J. Arditti. London, 1983. Vol. 2. P. 309—326.

Rasmussen H. N. Terrestrial orchids. From seed to mycotrophic plant. Cambridge, 1995. P. 135—141.

Vinogradova T. N., Andronova E. V. Development of orchid seeds and seedlings // Orchid biology: reviews and perspectives / Ed. by T. Kull, J. Arditti. Dordrecht etc., 2002. Vol. 8. P. 167—234.

Zakharova A. A., Batygina T. B. Embryoculture for preservation of northern orchids // Abst. Int. Conf. on reproductive biology. Royal Bot. Gardens, Kew, 1996. P. 61.

SUMMARY

Development of seedlings after their transfer from *in vitro* culture to the nature was studied in *Dactylorhiza baltica, D. purpurella* and *D. okellyi.* The plants developed *in vitro* during 2—3 years were characterized by monopodial shoot, tubular leaves and lacking tuberoids. Usually the seedlings had 1 to 4 roots. After transfer to the nature in Leningrad Region, the seedlings of *D. baltica* overwintered at the stage of the leaf rosette. Next vegetation period, development of the leaves continued, the root system renovated fully, the first tuberoid formed from the apical bud. The analysis of *D. purpurella* and *D. okellyi* plants showed, that in three years after their transfer from *in vitro* to the nature (i. e. the plants were 5 years old), they were at different stages of ontogenesis: juvenile plants (with one leaf), immature or vegetative (with two or three leaves) and a generative (flowering) plant. In the juvenile plants the tuberoid formed from the apical bud, while formed in the others from the axillary bud. Thus, the primary shoot in *Dactylorhiza* species may grow monopodially during some years in both *in vitro* culture and the nature.

УДК 582.594.2 : 581.9(470.62) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 9

© Е. А. Перебора

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

E. A. PEREBORA. DISTRIBUTION OF ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) IN THE NORTH-WESTERN CAUCASUS

Научно-исследовательский институт прикладной и экспериментальной экологии Кубанского государственного аграрного университета
350044 Краснодар, ул. Калинина, 13
Факс (8612) 20-29-35
E-mail: nauka@kubgau.kuban.ru
Поступила 18.03.2002
Окончательный вариант получен 06.02.2003

Изучены распространение орхидных на Северо-Западном Кавказе, их экологическая и фитоценотическая приуроченность. Представлен ботанико-географический анализ семейства: распределение орхидных по флористическим районам, высотным поясам и типам ареала. На Северо-Западном Кавказе распространено 47 видов из 20 родов семейства.

Ключевые слова: *Orchidaceae*, распространение, экология, фитоценология, ареал.

На Северо-Западном Кавказе распространено 47 видов из 20 родов сем. *Orchidaceae*, которые распределены по флористическим районам (Гроссгейм, 1940) следующим образом: Западное Закавказье — 42, Черкесия — 30, Западный Кавказ — 30, Западное Предкавказье — 15 видов.

Основная цель работы — провести эколого-фитоценотический и ботанико-географический анализ видов сем. *Orchidaceae* в пределах Северо-Западного Кавказа, уточнить их географическое распространение и эколого-фитоценотическую приуроченность.

Материал и методика

В процессе выполнения работы проводились экспедиционные, стационарные и лабораторные исследования в 1991—2002 гг. на территории Северо-Западного Кавказа в районах с большим видовым разнообразием: на Черноморском побережье (Анапский, Новороссийский, Геленджикский, Туапсинский районы), на северном макросклоне Главного Кавказского хребта (Абинский, Северский, Горячеключевской, Апшеронский районы и Республика Адыгея) и в Кавказском государственном биосферном заповеднике. Лабораторные исследования (химический анализ почвенных образцов) выполнены в научно-исследовательском институте прикладной и экспериментальной экологии Кубанского государственного аграрного университета (г. Краснодар).

Распространение видов по территории региона уточнено по материалам гербариев: Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Санкт-Петербург; Московского государственного университета (MW), Москва; Главного ботанического сада РАН (MHA), Москва; Кубанского государственного аграрного университета и Кубанского государственного университета, Краснодар (KBAI). На основе этих данных, а также результатов собственных полевых исследований и анализа литературы (Гроссгейм, 1940, 1949; Косенко, 1970; Протопопова, 1986; Литвинская, 1988; Литвинская, Хачегогу, 1987; Торосян, 1987) составлены карты точечных ареалов 47 видов орхидных на Северо-Западном Кавказе (Литвинская, Перебора, 1991; Перебора, Литвинская, 1991; Литвинская, 1992).

Распространение орхидных и эколого-фитоценотическую приуроченность видов изучали маршрутным методом. В местообитаниях видов проведено геоботаническое описание (проективное покрытие травяного яруса, сомкнутость крон, состав древостоя) и отобраны пробы почвы для анализа химического и механического состава. Латинские названия орхидных приведены по Л. В. Аверьянову (Averyanov, 1994).

Результаты и обсуждение

Эколого-фитоценотический анализ

Орхидные флоры Северо-Западного Кавказа можно отнести к гемиэвритопным растениям. Большинство видов приурочено к определенным экологическим условиям обитания. В регионе орхидные встречаются в лиственных, реже в хвойных лесах, а также на влажных лугах, до высоты 2500 м над ур. м. (Перебора, 1998).

Орхидные в экологическом отношении очень лабильны и в настоящее время встречаются почти повсеместно в самых разнообразных местообитаниях, за исключением пустынь. Однако первоначально они были, по-видимому, приурочены к тенистым или светлым, достаточно влажным, лесам и не имели никаких специализированных запасающих органов. Многие виды сем. *Orchidaceae* и сейчас остаются мезофильными растениями влажных местообитаний (замшелые леса, моховые болота, сырые луга). Тем не менее в большинстве случаев корневище и основная часть корневой системы растений всегда располагаются выше среднего уровня грунтовых вод в хорошо аэрируемых условиях (Dressler, 1981). Благодаря формированию подземного клубня или стеблекорневого тубероида, большое число видов орхидных перешло к эфемероидному образу жизни, успешно освоив засушливые области Средиземья, Южной Африки и Австралии (Аверьянов, 1991).

Многие виды орхидных эволюционно связаны с моховыми субстратами вследствие перехода от эпифитного существования к вторично наземному. Большинство первично наземных видов из триб *Cypripediaeae, Neottieae, Orchideae*, напротив, обычно произрастают на почвенных субстратах. Переход некоторых видов из этих триб к обитанию на сфагновых болотах вторичен и обусловлен, по-видимому, освоением местообитаний со сниженной конкуренцией со стороны других растений (Аверьянов, 1991).

Местообитания орхидных Северо-Западного Кавказа разнообразны, многие из этих видов имеют широкую экологическую амплитуду, отсутствуя только на сухих аридных территориях (Белюченко, Перебора, 1997).

Широта экологической амплитуды видов орхидных, как правило, не связана с размером ареала. Узко-ареальные виды (например, *Tulotis ussuriensis*) встречаются в разнообразных типах фитоценозов (Татаренко, 1998). Ряд видов — *Gymnadenia conopsea, Coeloglossum viride* — имеет обширный ареал и характеризуется широкой экологической амплитудой. В узком диапазоне экологических условий произрастают орхидные на болотах (*Epipactis palustris*), сырых лугах (*Orchis palustris*), в тенистых лесах (*Epipogium aphyllum*). Более широкую экологическую амплитуду имеют орхидные, встречающиеся в разных типах лесов и лугов (Литвинская, Хачегогу, 1987).

Все виды достаточно требовательны к влаге. Гигрофиты (*Orchis palustris*) и гигромезофиты (*Dactylorhiza incarnata, Epipactis palustris*) предпочитают сильно увлажненные заболоченные луга. Но большинство орхидных обитает на местах с умеренным увлажнением. Среди них мезофиты — 35 видов, ксеромезофиты — 8 видов (*Anacamptis pyramidalis, Orchis punctulata, O. simia, O. tridentata, Ophrys caucasica, O. taurica, O. apifera, O. oestrifera*), мезоксерофиты — 1 вид (*Himantoglossum caprinum*). Они могут переносить непродолжительную засуху за счет своих запасающих органов — корневых клубней.

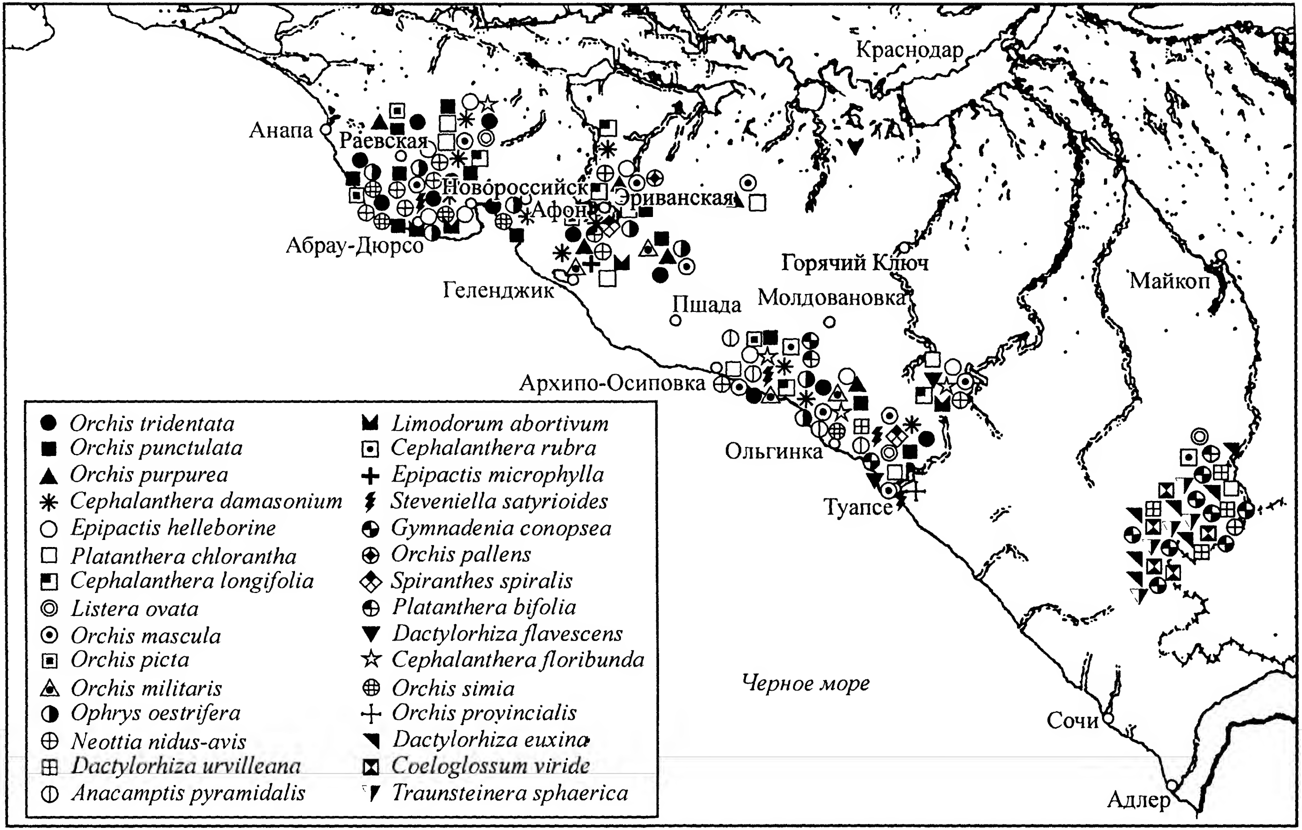
По фитоценотической значимости большинство орхидных являются первичным компонентом можжевеловых и пушисто-дубовых лесов (*Anacamptis pyramidalis, Orchis simia, O. punctulata, Ophrys oestrifera*); дубовых лесов (*Cephalanthera damasonium, Orchis mascula, Platanthera chlorantha*); буковых и дубовых лесов (*Dactylorhiza urvilleana, Listera ovata, Platanthera chlorantha, Cephalanthera rubra, C. longifolia*); лесных опушек, кустарниковых зарослей, разреженных лесов (*Orchis picta, O. purpurea, O. militaris, O. tridentata, O. ustulata, Dactylorhiza flavescens, Cephalanthera floribunda*); пихтовых лесов (*Epipogium aphyllum, Corallorhiza trifida*), субальпийских лугов (*Traunsteinera sphaerica, T. globosa, Gymnadenia conopsea, Dactylorhiza euxina*). Типичными видами смешанных лесов являются *Ophrys caucasica, Serapias vomeracea, Steveniella satyrioides* (Литвинская, Хачегогу, 1987).

Ботанико-географический анализ

Северо-Западный Кавказ, представляющий собой один из самых своеобразных и обособленных ботанических районов, отличается исключительным богатством флоры, в том числе и орхидных. По богатству орхидными территория Кавказа (60 видов из 21 рода) и Северо-Западного Кавказа (47 видов из 20 родов) сравнима с Дальним Востоком (65 видов из 33 родов). Столь большое таксономическое разнообразие орхидных связано с тем, что Кавказ (в том числе и Северо-Западный) и Дальний Восток являются территориями, максимально приближенными соответственно к малоазиатскому и юго-восточноазиатскому центрам видового богатства орхидных (Аверьянов, 1991). В результате ботанико-географического анализа отмечена общность (число общих родов и видов соответственно 17 и 34, родовые и видовые коэффициенты общности по Жаккару — 0.74 и 0.64) с флорой Крыма (44 вида из 20 родов) по присутствию евросредиземноморских (16) видов орхидей (Смольянинова, 1976; Шмидт, 1984). На Северо-Западном Кавказе также встречается большинство орхидных умеренного пояса: виды *Cephalanthera, Ophrys, Traunsteinera, Dactylorhiza, Orchis*, среди которых есть эндемики.

На Кавказе, как уже было отмечено выше, орхидные представлены 60 видами и 21 родом (Averyanov, 1994). Из них на Северо-Западном Кавказе произрастают 47 видов из 20 родов, относящихся к 4 подсемействам (Косенко, 1970; Аверьянов, 1983, 1998; Dressler, 1981; Averyanov, 1994). Это составляет 78.3 видового и 95.2 % родового состава семейства орхидных на Кавказе.

Для Северо-Западного Кавказа на основании полевых данных за период 1991—2002 гг. составлена региональная карта распространения 30 видов орхидных (см. рисунок). Анализ распространения в сочетании с географическими и экологиче-



Распространение орхидных на Северо-Западном Кавказе.

скими особенностями позволил выявить условия произрастания, места обитания и области концентрации видов и выделить на территории Северо-Западного Кавказа наиболее репрезентативные районы по числу видов орхидных. На южном макросклоне Главного Кавказского хребта выделяются: район Анапа-Навагирский хребет — 16 видов; п-ов Абрау — 26 видов; Туапсинский р-н — 26 видов; окрестности г. Сочи — 16 видов, окрестности г. Хосты — 15 видов. На северном макросклоне Главного Кавказского хребта: окрестности станиц Убинской-Азовской — 24 вида; окрестности Горячего Ключа — 17 видов; окрестности г. Майкопа — 13 видов. В высокогорье выделяются: плато Лагонаки — 17 видов, Фишт-Оштенский массив — 9 видов.

У орхидных флоры Северо-Западного Кавказа выявлены следующие типы ареалов: палеарктический, голарктический, средиземноморский, евросредиземноморский, восточно-средиземноморский, восточно-древнесредиземноморский, западно-палеарктический, эвксино-гирканский и эвксинский (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Распределение орхидных Северо-Западного Кавказа по флористическим районам, высотным поясам, типам ареала

Вид	Флористические районы Кавказа (по Гроссгейму)				Высотные пояса					Ареал
	ЗП	ЗК	Ч	ЗЗ	НГ	СГ	ВГ	Сб	А	
Подсем. *Neottioideae*										
Epipactis helleborine (L.) Crantz	+	+	+	+	+	+	—	—	—	Гол
E. atrorubens (Hoffm.) Besser	—	+	+	+	+	+	—	—	—	Пал
E. microphylla (Ehrh.) Sw.	—	+	+	+	+	+	—	—	—	ЕС
E. palustris (L.) Crantz	+	+	—	+	+	+	+	—	—	Пал
Cephalanthera rubra (L.) Rich.	+	+	+	+	+	+	+	—	—	ЕС
C. floribunda Woronow	—	—	+	—	+	+	—	—	—	ЭГ
C. damasonium (Mill.)Druce	+	+	+	+	+	+	+	—	—	ЕС
C. longifolia (L.) Fritsch	+	+	+	+	+	+	—	—	—	ВДС
Limodorum abortivum (L.) Sw.	—	+	+	+	+	+	—	—	—	ЕС
Listera ovata (L.) R. Br.	—	—	+	+	+	+	+	+	—	ЗПал
L. cordata (L.) R. Br.	—	—	—	+	—	—	+	+	+	Гол
Neottia nidus-avis (L.) Rich.	+	—	+	+	+	+	+	—	—	Пал
Goodyera repens (L.) R. Br.	+	+	+	+	+	+	+	—	—	Гол
Spiranthes spiralis (L.) Chevall.	—	+	—	+	+	+	—	—	—	ЕС
Подсем. *Orchidoideae*										
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	+	+	—	+	—	+	+	+	+	Гол
Platanthera bifolia (L.) Rich.	—	—	+	—	+	+	+	—	—	Пал
P. chlorantha (Custer) Reichenb.	+	—	—	+	+	+	+	—	—	ЕС
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.	—	+	+	+	+	+	+	+	+	Пал
Dactylorhiza incarnata (L.) Soo	—	+	—	+	+	+	—	—	—	ЕС
D. euxina (Nevski) Czer.	+	+	—	+	—	—	+	+	+	Э
D. urvilleana (Steudel) H. Baumann et Kunkele	—	—	+	+	+	+	+	+	—	ЭГ
D. flavescens (C. Koch) Holub	—	+	+	+	+	+	—	—	—	ЭГ
Orchis palustris Jacq.	—	+	+	+	+	+	+	—	—	ЕС
O. coriophora L.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	ЕС
O. picta Loisel.	+	—	+	+	+	+	—	—	—	С
O. mascula (L.) L.	+	—	+	+	+	+	+	—	—	ЕС
O. pallens L.	—	—	—	+	—	+	+	—	—	ЕС
O. provincialis Balb. ex DC.	—	+	—	+	+	—	—	—	—	С
O. viridifusca Albov	—	—	—	+	—	+	+	+	—	$Э^{э}$

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Флористические районы Кавказа (по Гроссгейму)				Высотные пояса					Ареал
	ЗП	ЗК	Ч	ЗЗ	НГ	СГ	ВГ	Сб	А	
Orchis ustulata L.	+	+	+	+	+	+	—	—	—	ЕС
O. tridentata Scop.	+	+	+	+	+	+	+	—	—	ЕС
O. militaris L.	+	—	+	—	+	+	+	+	—	Пал
O. simia Lam.	—	—	+	+	+	+	—	—	—	ЕС
O. purpurea Huds.	—	—	+	+	+	+	—	—	—	ЕС
O. punctulata Stev. ex Lindl.	—	+	+	+	+	+	—	—	—	ВС
Anacamptis pyramidalis (L.) Rich.	—	+	+	+	+	+	—	—	—	ЕС
Traunsteinera sphaerica (Bieb.) Schlechter	—	+	+	+	—	—	+	+	+	ЭГ
T. globosa (L.) Reichenb.	—	+	—	+	—	—	+	+	+	ЕС
Steveniella satyriodes (Spreng.) Schlechter	—	+	+	+	+	+	—	—	—	ЭГ
Himantoglossum caprinum (Bieb.) C. Koch	—	—	+	—	+	—	—	—	—	ВС
Serapias vomeracea (Burm. f.) Briq.	—	+	—	+	+	+	—	—	—	С
Ophrys caucasica Woronow ex Grossh.	—	+	—	+	+	—	—	—	—	$Э^{Э}$
O. taurica (Agg.) Nevski	—	+	—	+	+	+	—	—	—	ВС
O. oestrifera Bieb.	—	+	+	+	+	+	—	—	—	ВС
O. apifera Huds.	—	+	+	+	+	+	—	—	—	ЕС
Подсем. *Epidendroideae*										
Epipogium aphyllum Sw.	—	—	—	+	—	+	+	—	—	Пал
Подсем. *Vandoideae*										
Corallorhiza trifida Chatel.	—	—	+	—	—	—	+	+	—	Гол

Примечание. *Флористические районы Кавказа* (по Гроссгейму): ЗП — Западное Предкавказье, ЗК — Западный Кавказ, Ч — Черкесия, ЗЗ — Западное Закавказье; *высотные пояса*: НГ — нижний горный, СГ — средний горный, В — верхний, Сб — субальпийский, А — альпийский; ареал: Пал — палеарктический, Гол — голарктический, С — средиземноморский, ЕС — евросредиземноморский, ВС — восточно-средиземноморский, ВДС — восточно-древнесредиземноморский, ЗПал — западно-палеарктический, ЭГ — эксино-гирканский, Э — эвксинский ($Э^{Э}$ — эндемик Кавказа).

Среди орхидных Северо-Западного Кавказа (равно как и всего Кавказа) присутствуют 2 монотипных рода. Это евросредиземноморский род *Anacamptis* Rich. и эвксино-гирканский род *Steveniella* Schlechter. Олиготипные роды — *Coeloglossum* C. Hartm., *Epipogium* J. S. Gmel. ex Borkh., *Limodorum* Boehm. — представлены на Северо-Западном Кавказе следующими видами: голарктическим *Coeloglossum viride*, палеарктическим *Epipogium aphyllum* и евросредиземноморским *Limodorum abortivum*. Род *Traunsteinera* Reichenb. представлен евросредиземноморским видом *T. globosa* и эвксино-гирканским *T. sphaerica*. Остальные роды политипные. Наиболее полно (4 вида — 26.6 %) во флоре Северо-Западного Кавказа представлен род *Cephalanthera*, 14 видов которого имеют довольно широкое распространение в умеренном поясе, в тропиках и субтропиках Евразии, а 1 вид встречается в Северной Америке (табл. 2).

Орхидные региона включают в себя 3 эвксинских (кавказских) вида — *Dactylorhiza euxina, Ophrys caucasica* (эндемик Кавказа) и *Orchis viridifusca* (эндемик Северо-Западного Кавказа) и 5 эвксино-гирканских видов — *Cephalanthera floribunda, Dactylorhiza flavescens, D. urvilleana, Traunsteinera sphaerica* и *Steveniella satyriodes*. Остальные виды имеют более широкое распространение: 7 из них — палеарктические, 1 — западно-палеарктический, 5 — голарктические, 3 — средиземноморские, 4 — восточно-средиземноморские, 1 — восточно-древнесредиземноморский. Преоб-

ТАБЛИЦА 2

Политипные роды орхидных во флоре Северо-Западного Кавказа

Род	Общее число видов в роде	Число видов на Северо-Западном Кавказе	Доля от общего числа видов, %
Cephalanthera	15	4	26.6
Dactylorhiza	30	4	13.3
Epipactis	25	4	16.0
Neottia	9	1	11.1
Gymnadenia	10	1	10.0
Orchis	85	13	15.3
Corallorhiza	15	1	6.6
Ophrys	35	4	11.4
Listera	30	2	6.6
Platanthera	200	2	1.0

ладают евросредиземноморские (18) виды орхидных, которые доминируют во многих флористических районах и высотных поясах Северо-Западного Кавказа. В высокогорьях преобладают эвксинские (кавказские) виды (табл. 3).

Евросредиземноморские виды довольно равномерно распределены по территории (7 — в Западном Предкавказье, 13 — на Западном Кавказе, 13 — в Черкесии, 18 — в Западном Закавказье). В направлении с запада на восток отмечено замещение евросредиземноморских видов средиземноморскими и кавказскими. Распределение орхидных по флористическим районам Северо-Западного Кавказа свидетельствует об увеличении числа видов при продвижении с севера к центральным районам (15 видов) с последующим увеличением их числа на юге (42 вида). Это связано с довольно резкими изменениями условий обитания при переходе от предгорий Северного склона к лесным районам Главного хребта и Черноморского побережья Кавказа.

Орхидные встречаются на Северо-Западном Кавказе во всех высотных поясах (до 2500 м над ур. м.) с максимумом видового разнообразия (42) в среднем горном поясе, что связано с преобладанием здесь средиземноморских видов, отсутствующих в верх-

ТАБЛИЦА 3

Хорологический спектр орхидных Северо-Западного Кавказа

Ареал	Число видов								
	флористические районы				высотные пояса				
	ЗП	ЗК	Ч	ЗЗ	НГ	СГ	ВГ	Сб	А
Палеарктический	3	3	4	5	5	6	5	2	1
Западнопалеарктический	—	—	1	1	1	1	1	1	—
Голарктический	3	3	3	4	2	3	4	3	2
Средиземноморский	1	2	—	3	3	2	—	—	—
Евросредиземноморский	7	13	13	18	16	17	9	2	1
Восточно-средиземноморский	—	3	3	3	4	3	—	—	—
Восточно-древнесредиземноморский	1	1	1	1	1	1	—	—	—
Эвксино-гирканский	—	3	5	4	4	4	1	1	1
Эвксинский	—	2	—	3	1	1	2	2	1
Всего	15	30	30	42	37	38	22	11	6

Примечание. Обозначения: см. табл. 1.

них горных поясах. В нижнем горном поясе встречается 37 видов. С увеличением высоты над уровнем моря число видов резко сокращается: в верхнем поясе их 22, в субальпийском — 11, в альпийском — 6. Относительно широкой высотной амплитудой отличаются 16 видов; высокая амплитуда свойственна 4 видам, встречающимся между нижним и субальпийским поясами — *Dactylorhiza urvilleana, Listera ovata, Orchis coriophora* и *O. militaris*. От нижнего до альпийского горного пояса произрастает один вид *Gymnadenia conopsea*.

К видам с узкой высотной амплитудой следует отнести *Orchis provincialis, Ophrys caucasica*, произрастающие только в нижнем горном поясе. Большинство же видов встречается в двух (23) и трех (14) смежных поясах. Такие же виды, как *Coeloglossum viride, Dactylorhiza euxina, Listera cordata, Traunsteinera sphaerica*, приурочены к верхнему, субальпийскому и альпийскому поясам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Род *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) в СССР // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 889—895.

Аверьянов Л. В. Происхождение и некоторые особенности эволюции, биологии и экологии орхидных (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1345—1359.

Аверьянов Л. В. Род *Spiranthes* (*Orchidaceae*) на территории России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 104—111.

Белюченко И. С., Перебора Е. А. Биология развития орхидных в условиях Северо-Западного Кавказа // Бюл. бот. сада им. И. С. Косенко. Краснодар, 1997. № 4. С. 3—40.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 613 с.

Литвинская С. А. Орхидные природной флоры Северо-Западного Кавказа // Бюл. ГБС АН СССР. 1988. Т. 150. С. 64—68.

Литвинская С. А. Фитосозологический анализ редкой и исчезающей флоры Северо-Западного Кавказа. М., 1992. 266 с. Деп. в ВИНИТИ 10.03.92, № 824-В92.

Литвинская С. А., Перебора Е. А. Составление видовых и региональных карт редких видов на примере семейства орхидных // Редкие и исчезающие виды растений Северного Кавказа. Тез. докл. Грозный, 1991. С. 20—21.

Литвинская С. А., Хачегогу А. Е. К характеристике орхидных Северо-Западного Кавказа // Изв. Сев.-Кавк. науч. центра высшей школы (СКНЦ ВШ). Естеств. науки. 1987. № 4. С. 51—55.

Перебора Е. А., Литвинская С. А. Картографирование и охрана редких видов растений на примере семейства орхидных // Эколого-географические проблемы Северного Кавказа / Тез. докл. 4-й Северо-Кавказской регион. межвуз. науч. конф. Владикавказ, 1991. С. 23—24.

Перебора Е. А. Орхидные Северо-Западного Кавказа (особенности биологии и экологии) // Бюл. бот. сада им. И. С. Косенко. Краснодар, 1998. № 6. 126 с.

Протопопова В. В. Род ятрышник // Хорология флоры Украины. Киев, 1986. С. 156—161.

Смольянинова Л. А. Сем. 176. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые // Флора европейской части СССР. М.; Л., 1976. Т. 2. С. 10—59.

Торосян Г. К. Ботанико-географический анализ кавказских видов семейства *Orchidaceae* Juss. // Биол. журн. Армении. 1987. С. 39—49.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984.

Averyanov L. V. Orchids of the Caucasus // Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 1994. Vol. 11. N 2. P. 4—45.

Dressler R. L. The orchids. Natural history and classification. Cambridge, 1981. 332 p.

SUMMARY

The distribution of orchids of the North-Western Caucasus, their ecological and phytocoenotical belonging are investigated. The botanical-geographical analysis of *Orchidaceae* family (distribution of orchids among floristic regions, altitude zones, types of geographical ranges) is presented. 47 orchid species cited for the North-Western Caucasian flora belong to 20 genera.

УДК 582.736

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 9

© С. С. Иконников

THERMOPSIS ALPINA (*FABACEAE*) НА ПАМИРЕ

S. S. IKONNIKOV. *THERMOPSIS ALPINA* (*FABACEAE*) IN PAMIR

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 17.01.2003
Окончательный вариант получен 24.03.2003

Охарактеризовано 3 редких растительных сообщества Памира с доминированием реликта высокогорных степей *Thermopsis alpina* (Pall.) Ledeb. Дано морфологическое описание этого растения.

Ключевые слова: *Thermopsis alpina*, Памир.

Thermopsis alpina (Pall.) Ledeb. является реликтовым во флоре Памира. Это растение было указано О. А. Федченко (1903) как сомнительное для территории Памира. Таковым оно являлось до 1970-х годов XX в., пока не было собрано нами и В. К. Лукоиенковой[1] (1971) на юго-востоке Памира в верховьях реки Беик. Выяснилось, что термопсис не только здесь произрастает на высотах 4300—4500 м над ур. м. в среднем поясе высокогорий, но и доминирует в 3 растительных сообществах: Thermopsis alpina + Festuca musbelica (6[2]); T. alpina + Hordeum turkestanicum (5); T. alpina + Kobresia capilliformis + Festuca musbelica (Лук.).

Все 3 сообщества достаточно плотного покрытия — 60—70 %, причем бóльшая часть падает на основной доминант — термопсис. Чтобы решить вопрос об отнесении этих группировок к определенному типу растительности, рассмотрим их видовой состав (см. таблицу).

Анализируя состав сообществ, можно заключить, что большинство содоминантов составляют степные растения: *Hordeum turkestanicum* и *Festuca musbelica*. Кроме того, здесь еще ряд степных растений: *Poa tremuloides, Geranium saxatile, Potentilla multifidiformis, P. grisea, Pulsatilla campanella, Delphinium raikoviae* и др. Таким образом, удалось зафиксировать остепненные варианты сообществ *Thermopsis alpina* с бедным (до 10 видов) составом и олуговелый вариант (до 25 видов). Всего в этих сообществах отмечено 45 видов.

Естественно присутствие в составе сообществ растений-подушек, характерных для этих высот на Памире: *Hedysarum cephalotes, Potentilla pamirica, Acantholimon diapensioides*; в составе лужаек — луговых высокогорных растений: *Leontopodium ochroleucum, Ligularia alpigena, Oxytropis pagobia, Kobresia capilliformis, Swertia marginata* и др. Таким образом, сообщество термопсиса следует относить к памирским высокогорным степям. Но в настоящее время степная растительность на Памире — реликт былых эпох и развита она главным образом на юге и юго-востоке Памира. А верховья р. Беик на юго-востоке Памира — наиболее увлажненный район и со значительным снеговым покровом зимой. Поэтому на территории Памира мы выделяем особый флористический район (Иконников, 1963). Тем более что для высоты 4400—4600 м над ур. м., где обитают наши сообщества, сумма осадков равна 250—300 мм в год (Ладыгина, 1977).

По мнению З. В. Чефрановой (1958), вид *Thermopsis alpina* один из древних в роде. Об этом свидетельствует и горный ареал: от Хамар-Дабана (южнее оз. Байкал) до юго-востока Памира.

В заключение считаем целесообразным привести синонимику этого вида, а также его морфологическую характеристику в условиях Памира (из неосуществленной «Биологической флоры Памира»).

---

[1] Гербарные образцы хранятся в Гербарии Ботанического ин-та РАН (LE).

[2] Описания 5 и 6 сделаны С. С. Иконниковым в 1966 г., а «Лук» — Луконенковой (1971).

Видовой состав сообществ *Thermopsis alpina* (в составе 3 сообществ)

Виды	Описания		
	6	5	Лук.
Thermopsis alpina (Pall.) Ledeb.	cop	cop	cop
Hordeum turkestanicum Nevski	sp-cop	—	sp
Geranium saxatile Kar. et Kir.	sp	—	—
Schistophilidium moorcroftianum (Wall. ex Lehm) Ikonn.	sol	—	sol
Pyrethrum pyrethoides (Kar. et Kir.) B. Fedtsch. ex Krasch.	sol	—	—
Poa tremuloides Litv. ex Ovcz.	sol	sp	—
Polygonum serpyllaceum Jaub. et Spach	sol	—	—
Hedysarum cephalotes Franch.	sol gr	—	—
Kobresia capilliformis Ivanova	—	sp-cop	—
Allium atrosanguineum Schrenk	—	sp	—
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Koshan.	—	sol	—
Potentilla pamirica Th. Wolf	—	sol	—
P. multifidiformis Ikonn.	—	—	sol
Festuca musbelica (Reverd.) Ikonn.	—	cop-sp	cop
Swertia marginata Schrenk	—	sol	—
Stellaria songorica Roshev.	—	sol	—
Leontopodium ochroleucum Beauv.	—	sol	—
Ranunculus alberti Rgl. et Schmalh.	—	sol	—
Erigeron petroiketes Rech. fil.	—	sol	—
E. pallidus M. Pop.	—	sol	—
Seseli mucronatum (Shrenk) M. Pimen. et Sdobnina	—	sol	—
Delphinium raikoviae Pachom.	—	sol	—
Oxytropis pagobia Bunge	—	sol	—
Calamagrostis anthoxanthoides (Munro) Regel	—	sol	—
Carex alexeenkoana Litv.	—	sol-gr	—
C. stenophylloides V. Krecz.	—	—	sp
Ligularia alpigena Pojark.	—	sol	—
Elymus pamiricus Tzvel.	—	sol	—
Potentilla grisea Juz.	—	un	—
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.	—	sol	—
Pulsatilla campanella Fisch. ex Regel et Til.	—	un	—
Pedicularis dubia B. Fedtsch.	—	sol	—
Krascheninnikowia ceratoides (L.) Gueldenst.	—	—	sol
Acantholimon diapensioides Boiss.	—	—	sol
Leymus pubescens (O. Fedtsch.) Ikonn.	—	—	sol
Сумма видов в описании	8	24	9

Thermopsis alpina (Pall.) Ledeb., 1830, Fl. Alt. 2 : 112; О. Федч., 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 21 : 301; она же, 1908, 28 : 473; Вас. 1936, Сов. бот. 3 : 46; Штейнб., 1941, Фл. СССР, 11 : 45; Чефранова, 1958, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 12 : 34; Иконн., 1963, Опред. раст. Памира: 158; В. Никитин, 1978, Фл. Тадж. ССР, 5 : 297; Тулятанова, 1981, Опред. раст. Ср. Азии, 6 : 17; Курбатский, 1994, Фл. Сиб. 9 : 205. — *Sophora alpina* Pall., 1800, Spec. Astrag. descr.: 121, tab. 90. — Термопсис альпийский.

Травянистый многолетник, 12—20 см выс., с прямостоячими и приподнимающимися стеблями, шелковисто-опушенными длинными волосками до 1 см дл. Прилистники яйцевидные, острые, опушенные 1.5—3.5 см дл. Листья тройчатые 3—8 см дл., на черешках 0.3—0.8 см дл.; листочки 2—5 см дл. и 0.8—2 см шир., продолговато-эллиптические, острые, с обеих сторон шелковисто-опушенные. Цветоносы 1.5—3 см дл., оканчивающиеся соцветием в виде рыхлой кисти 6—12 см дл. Прицветники яйцевидные, опушенные. Желтые цветки сидят по 2—3 в супротивных мутовках. Чашечка 1.5—1.9 см дл., колокольчатая с треугольными неравными зубцами, почти равными трубками с длинными, отстоящими волосками. Венчик 1.7—2.8 см дл., при флаге — 1.9—2.8 см дл. и лодочке — 1.8—2.5 см дл. Завязь около 1 см дл. на ножке до 0.5 см дл. Бобы 2—6 см дл. и 1.2—1.5 см шир., продолговато-эллиптические, 3—4 семенные, опушенные длинными волосками. Семена почковидные, 5—6 мм дл. и до 4 мм шир., гладкие, бурые. Цв. VI—VII. Пл. VII—VIII.

Тип: Алтай, Карагонские горы, по сборам Шангина (Schangin) [В. М.; LE — iso.].

Ареал: Сибирь (хребет Хамар-Дабан, Саяны, Алтай); Ср. Азия (Тарбагатай, Джунгарский Алатау, север Тянь-Шаня, Алай; Памир — юго-восток); Монголия, КНР (Джунгария).

Горно-степное растение иногда доминирует на склонах восточной экспозиции.

Благодарности

Автор благодарен своему внуку А. М. Иконникову за помощь по техническому оформлению рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иконников С. С. Определитель растений Памира. Душанбе, 1963. 282 с.

Ладыгина Г. М. Вертикальное распределение растительности Восточного Памира // Проблемы экологии, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 69—83.

Луконенкова В. К. Природные особенности и растительный покров Южного Памира. Л., 1971. 136 с.

Федченко О. А. Флора Памира. Собственные исследования 1901 г. и свод предыдущих (с картой Памира) // Тр. Петерб. бот. сада. 1903. Т. 21. Вып. 3. С. 233—471.

Чефранова З. В. Материалы к монографии рода термопсис (*Thermopsis* R. Br.) // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1958. Сер. 1. Вып. 12. С. 7—83.

SUMMARY

The characterization is given of three rare plant communities of Pamir with the predominance of the alpine steppe relict *Thermopsis alpina* (Pall.) Ledeb. The morphological description of the plant is presented.

УДК 582.542.1 : 581.554

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 9

© **Н. К. Шохина**

ПРОДУКТИВНОСТЬ *HIEROCHLOË ODORATA* И *HIEROCHLOË REPENS* (*POACEAE*) В СООБЩЕСТВАХ РАЗНОЙ ПЛОТНОСТИ

N. K. SHOKHINA. PRODUCTIVITY OF *HIEROCHLOË ODORATA* AND *HIEROCHLOË REPENS* (*POACEAE*) IN COENOSES OF DIFFERENT DENSITY

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383-2) 30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 26.10.1999
Окончательный вариант получен 09.04.2003

Прослежена сезонная и возрастная динамика накопления биомассы в одновидовых искусственных сообществах *Hierochloë repens* (2n = 28) и *H. odorata* (2n = 42) высокой и низкой плотности. Вычислены показатель площади листьев и величина продуктивности фотосинтеза. Проведено сравнение продуктивности растений в ценозах и в условиях индивидуального ценотического оптимума. Определена степень влияния на продуктивность биологических особенностей вида, возраста и плотности растений в ценозах.

Ключевые слова: *Hierochloё*, продуктивность, сообщество, плотность.

Hierochloё odorata (L.) Beauv. чаще всего обитает на сырых лугах в лесной зоне. В комплексе *H. odorata* известны 3 полиплоидные расы: тетраплоидная (2n = 28), гексаплоидная (2n = 42), октоплоидная (2n = 56) (Hubbard, 1954; Хромосомные..., 1969; Weimarck, 1971). *H. repens* (Host) Beauv. произрастает в сухих местообитаниях в зоне степей и лесостепей и является тетраплоидом (2n = 28) (Weimarck, 1971).

По классификации жизненных форм злаков (Серебрякова, 1971) *H. odorata* и *H. repens* относятся к розеткообразующим корневищно-кустовым многолетникам. Морфологические особенности побегообразования *H. odorata* в условиях естественного произрастания исследовал П. А. Смирнов (1958). Он обнаружил закономерность в направлении развития подземных побегов и назвал ее правилом центробежного развития вневлагалищных подземных диагеотропных побегов. Ползучий подземный побег симподиально ветвится и в один год может образовать двучленный, редко трехчленный симподий. Ранее мною была изучена динамика побегообразования в 1-й год жизни семенной особи *H. odorata* и установлено, что особь состоит из побегов с вне- и внутривлагалищным типами развития (Шохина, 1973).

Задачей настоящего исследования было изучение сезонной и возрастной динамики продуктивности *Hierochloё odorata* и *H. repens* в искусственных сообществах и выявление зависимости ее от видовых особенностей и плотности растений в ценозах.

Материал и методика

Эксперименты проведены на опытном участке Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС СО РАН) в окрестностях Новосибирска. Почвы — серые лесные слабооподзоленные. Семена были собраны в природных популяциях в Новосибирской обл.: *H. odorata* — на песчаном берегу р. Оби в окрестностях с. Шарап, *H. repens* — на залежи в окрестностях с. Поповка в Кулундинской степи. Подсчет хромосом показал, что *H. odorata* является гексаплоидом (2n = 42), а *H. repens* — тетраплоидом (2n = 28). Осенью семена были посеяны на участках-рассадниках. Всходы появились в конце первой декады мая, но в связи с засухой 2 опыта были заложены 10—11 июля, когда пошли дожди.

1-й опыт: одиночное размещение растений (индивидуальный ценотический оптимум) — особи обоих видов были посажены по схеме 3 × 3 м в шахматном порядке на параллельных участках площадью 900 и 700 м^2. Длительность опыта 3 года.

2-й опыт: 2 варианта размещения растений: 1) с высокой плотностью — 20 шт/м^2 (схема 50 × 10 см); 2) с низкой — 5 шт/м^2 (50 × 40 см). Растения высаживали рядами на делянки площадью 28 м^2, повторность опыта 5-кратная, т. е. по 10 делянок у каждого вида. Длительность опыта 4 года.

Ко времени посадки двухмесячные растения обоих видов имели 5—6 листьев и 2 развивающихся подземных диагеотропных побега в фазе разворачивания низовых листьев с общей длиной горизонтальной оси 4.6—3.6 см. Масса особи (среднее из 50 измерений по каждому виду) у *H. odorata* была 59 мг, у *H. repens* — 31 мг в пересчете на воздушно сухое вещество.

В 1-м опыте (с одиночным размещением) растения выкапывали и анализировали 1 раз в сезон после завершения генеративного цикла. У *H. odorata* исследовали дву- и трехлетние особи (48 и 44 растений), у *H. repens* — только трехлетние растения (46 особей), в связи с отсутствием плодоношения у двулетних растений. Площадь, занимаемую особью, определяли по расположению подземных органов и рассчитывали как площадь круга с радиусом, полученным от усредненного максимального и минимального промера диаметра. Зная продуктивность и площадь особей, рассчитали продуктивность видов на 1 м^2 площади (т. е. на условно ценотический уровень), что позволило сравнить результаты с данными второго опыта в качестве 3-го варианта плотности.

Во 2-м опыте выделить особь у этих вегетативно подвижных растений было невозможно, поэтому продуктивность учитывали на площадках 0.25 м^2, взятых по диагоналям делянок (1 площадка на каждой делянке в один срок). Для выявления сезонной динамики продуктивности пробы отбирали в 1-й и 4-й годы — 1 раз в 2 недели, во 2-й и 3-й — раз в месяц.

В обоих опытах определяли число вегетативных и генеративных побегов, а во 2-м — еще и число отмерших побегов. Массу вегетативных побегов (т. е. листьев, так как побеги розеточные), генеративных побегов и подземных органов (до глубины 30 см) взвешивали в воздушно сухом состоянии. Так как листовой индекс (площадь листьев на 1 м^2 площади ценоза) обладает большей информационной ценностью по сравнению с массой листьев, был рассчитан этот показатель и прослежена его сезонная и возрастная динамика. Среднюю массу 1 см^2 площади листьев определяли, взвесив 5 образцов высечек листьев (в образце — 20 дисков диаметром 5 мм, общей площадью 5.65 см^2). Затем среднюю массу листьев (с 5 учетных площадок) делили на массу 1 см^2 площади листа и полученный показатель пересчитывали на 1 м^2 ценоза. Продуктивность фотосинтеза определяли по общепринятым формулам (Злобин, 1984б).

Данные 2 опытов обработаны статистически: вычислены средние арифметические и их ошибки, доверительные интервалы (для $P = 95$ %) для общей массы особи, проведены корреляционный и дисперсионный анализы результатов 2-го опыта. Данные по продуктивности надземной и общей (над- и подземной) массе ценозов были проанализированы с применением двухфакторного дисперсионного анализа по 2 схемам: «вид—плотность размещения» (градации факторов — 2, повторность — 5) и «вид—возраст» (градации 1 фактора — 2, второго — 3, повторность — 10) в конце фазы плодоношения и в конце вегетационного периода.

Результаты и обсуждение

Продуктивность одиночно растущих особей. Параметры однолетней особи очень сильно зависят от погодных условий сезона. В предварительном эксперименте (Шохина, 1973) в год с достаточным увлажнением однолетняя особь *H. odorata* состояла в среднем из 737 побегов, ее воздушно сухая масса была равна 278 г, а одновозрастная особь *H. repens* имела в среднем в 2.3 раза меньше побегов и в 3.3 раза меньшую массу. В условиях недостаточного увлажнения начала 1-го и 2-го сезонов обсуждаемого опыта (21—11 мм осадков за 45 дней) особи *H. odorata* разрастались слабо. Биомасса особей в популяции двулетних растений этого вида колебалась от 47 до 400 г. По величине общей массы растения были распределены по группам с низкой, средней и высокой продуктивностью, границы группы со средней продуктивностью соответствуют границам доверительного интервала средней арифметической (Злобин, 1984а). Границы группы со средней продуктивностью у двулетних особей были 150—193 г. Распределение растений по группам с низкой, средней и высокой продуктивностью приближалось к равновесному: доли растений с низкой и высокой продуктивностью были близки (35 : 28 : 37 %). Биомасса трехлетних растений в популяциях *H. odorata* и *H. repens* колебалась от 665 до 12 774 г, границы группы со средней продуктивностью были 2911—4613 г. Распределения трехлетних растений по группам продуктивности были близкими: у *H. odorata* (43 : 23 : 34 %) и у *H. repens* (42 : 28 : 30 %). В популяциях обоих видов преобладали особи низкой продуктивности. По классификации Ю. А. Злобина (1984а) популяции, в которых господствуют особи низшего класса градаций, относятся к депрессивному типу. Депрессивный характер экспериментальных популяций видов, возможно, связан с недостаточным увлажнением в весенний—раннелетний периоды 1-го и 2-го сезонов вегетации.

Как видно из табл. 1, масса трехлетней особи *H. odorata* увеличилась в 21 раз, подземная масса — в 33.5, число побегов — в 18.5 раза по сравнению с двулетней. Трех-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика дву- и трехлетних особей *Hierochloë odorata* и трехлетних *H. repens* при одиночном произрастании растений

Показатели	*H. odorata*		*H. repens*
	Возраст, лет		
	2	3	3
Число изученных растений	48	44	46
Площадь, занимаемая особью, м^2	~1	8.05 ± 0.46	6.75 ± 0.34
Масса в воздушно сухом состоянии, г	171 ± 11	3652 ± 368	3860 ± 375
В том числе:			
надземная	99 ± 6	1240 ± 143	1395 ± 110
подземная	72 ± 5	2412 ± 233	2465 ± 239
Число побегов у особи, шт.	131 ± 8	2428 ± 299	2156 ± 178
В том числе генеративных	23 ± 2	452 ± 57	220 ± 21

летние особи обоих видов достоверно различались только по 2 средним показателям: особи *H. odorata* занимали бóльшую площадь (при $P = 95$ %) и сформировали в 2 раза больше генеративных побегов (при $P = 99.9$ %). Продуктивность трехлетних особей гексаплоидной *H. odorata* и тетраплоидной *H. repens* в условиях свободного роста была близкой: 3.6—3.8 кг воздушно сухой биомассы, причем масса надземных органов составляла 34—37 % от общей массы особи. Таким образом, на организменном и популяционном уровнях виды по вегетативной продуктивности достоверно не различались.

Продуктивность ценозов. Виды *Hierochloë* по феноритмотипу относятся к летне-зимнезеленым растениям с вынужденным зимним покоем. Фазы генеративного цикла они проходят в весенний—раннелетний период. Рост генеративных побегов завершается в фазу цветения, в конце фазы плодоношения на их долю приходится от 3 до 22 % надземной массы в зависимости от обилия плодоношения. Фактически сезонный рост надземной массы ценозов *Hierochloë* после цветения — это динамика роста листьев розеточных вегетативных побегов. В табл. 2 представлена сезонная и возрастная динамика листового индекса (площадь листьев на 1 м^2) и продуктивности фотосинтеза. Темп прироста листовой поверхности был самый высокий в июле и августе 1-го сезона, когда площадь листьев увеличилась за 2 недели в 3—3.9 раза в ценозах высокой плотности и в 2.4—5.2 раз в ценозах низкой плотности. К концу 1-го сезона листовой индекс ценоза высокой плотности *H. odorata* увеличился в 19.4 раза (от 0.2 до 3.88), а у *H. repens* — в 26.9 раз (от 0.09 до 2.42). В ценозах с низкой плотностью растений площадь листьев увеличилась в 13.4—16.5 раз.

В последующие годы наибольшие приросты листовой поверхности были отмечены в мае—июне во время прохождения фаз цветения и плодоношения, когда за короткий срок площадь листьев увеличилась в 1.6—2.5 раза. В период постгенеративной вегетации в июле—сентябре площадь листьев увеличилась незначительно — в 1.2—1.4 раза.

Различия ценозов обоих вариантов плотности по площади листьев сохранились в течение 4 лет, только в первые 2 года ценозы высокой плотности имели бóльшую листовую поверхность, а в последующие в 1.2—1.4 раза меньшую по сравнению с ценозами низкой плотности. У *H. odorata* максимальное значение листового индекса отмечено в ценозе высокой плотности в период 1-го плодоношения, а в ценозе низкой плотности — в период 2-го (11.1—10.5). У *H. repens* показатель площади листьев был максимальным в конце 2-го сезона в ценозах обоих вариантов плотности (9—8.8). Л. Н. Алексеенко (1958) определил, что листовой индекс у *Phleum pratense* L. в фазе цветения был равен 4.85, а у *Dactylis glomerata* L. — 10.62. Листовой индекс 9—11 характерен для пастбищных злаков (Дональд, 1964). Для видов *Hierochloë* эти величины

ТАБЛИЦА 2

Сезонная и возрастная динамика площади листьев и продуктивности фотосинтеза ценозов *Hierochloё odorata* и *H. repens*

Возраст ценоза, фенофазы, даты	Листовой индекс		Продуктивность фотосинтеза, г/м^2, сут	
	плотность растений в ценозах, шт/м^2			
	20	5	20	5
1 год, вегетация 11/VII—15/VIII	$\frac{0.20}{0.09}$	$\frac{0.07}{0.04}$	$\frac{4.4}{5.7}$	$\frac{4.3}{6.1}$
15/VIII—1/IX	$\frac{0.67}{0.35}$	$\frac{0.31}{0.21}$	$\frac{3.9}{5.5}$	$\frac{5.2}{7.5}$
1—15/IX	$\frac{2.0}{1.24}$	$\frac{0.87}{0.50}$	$\frac{5.3}{7.7}$	$\frac{4.5}{4.6}$
15—30/IX	$\frac{3.88}{2.42}$	$\frac{0.94}{0.66}$	$\frac{2.8}{3.2}$	$\frac{-2.5}{0.4}$
2 года, цветение 18/V—12/VI	$\frac{6.2}{4.4}$	$\frac{3.7}{2.2}$	$\frac{2.9}{4.2}$	$\frac{3.6}{4.9}$
плодоношение 12/VI—1/VII	$\frac{11.1}{8.3}$	$\frac{7.4}{5.6}$	$\frac{1.2}{1.4}$	$\frac{2.3}{4.2}$
постгенеративная вегетация 1/VII—31/VIII	$\frac{10.0}{9.0}$	$\frac{9.3}{8.8}$	$\frac{0.3}{0.6}$	$\frac{0.9}{1.3}$
3 года, конец цветения — плодоношение 8/VI—3/VII	$\frac{5.6}{4.6}$	$\frac{7.9}{5.7}$	$\frac{1.4}{2.4}$	$\frac{1.7}{1.4}$
постгенеративная вегетация 3/VII—22/VIII	$\frac{7.3}{6.6}$	$\frac{10.5}{7.3}$	$\frac{1.8}{1.9}$	$\frac{1.4}{1.5}$
22/VIII—30/IX	$\frac{8.2}{6.9}$	$\frac{9.5}{6.7}$	$\frac{0.3}{-0.5}$	$\frac{-1.0}{-1.1}$
4 года, цветение 16/V—16/VI	$\frac{2.7}{1.6}$	$\frac{3.2}{1.6}$	$\frac{1.4}{6.5}$	$\frac{1.6}{3.0}$
плодоношение 16/VI—30/VI	$\frac{4.3}{2.9}$	$\frac{5.3}{2.4}$	$\frac{1.2}{1.5}$	$\frac{1.1}{2.8}$
постгенеративная вегетация 30/VI—31/VII	$\frac{5.1}{3.9}$	$\frac{7.1}{3.3}$	$\frac{0.1}{0.5}$	$\frac{0.5}{0.5}$

Примечание. Над чертой приведены значения для *H. odorata*, под чертой — для *H. repens*.

оказались выше оптимальных значений, избыточное затенение вызывало пожелтение и засыхание листьев. В двулетних ценозах в конце фазы плодоношения сухие листья составляли 6—11 % от надземной массы *H. odorata* и 9—12 % массы *H. repens*, в конце сезона доля их увеличилась до 27—31 % у *H. odorata*, до 40 % у *H. repens*. В конце 4-го сезона сухие листья составляли от надземной массы 4—8 % у *H. odorata* и 13—20 % у *H. repens*. Во все годы наблюдений площадь листьев в ценозах *H. repens* была меньше по сравнению с *H. odorata*, но продуктивность фотосинтеза ценозов была выше, что связано, вероятно, с вертикальным расположением листьев *H. repens*. У *H. odorata* листья поникают. Между величиной площади листьев и продуктивностью фотосинтеза ценозов обнаружена отрицательная корреляция ($r = -0.83$, достоверно при $P = 0.001$). С увеличением площади листьев и возраста ценозов продуктивность фотосинтеза снижалась. С. Дональд (1964) подчеркивал, что максимальную площадь листьев и максимальный урожай следует рассматривать как 2 различных состояния, которые не всегда совпадают.

ТАБЛИЦА 3

Продуктивность *Hierochloë odorata* и *H. repens* к окончанию фазы плодоношения в ценозах разной плотности и при одиночном росте (30/VI—3/VII)

Показатели	Число особей на 1 $м^2$							
	20			5			0.1	
	возраст, лет							
	2	3	4	2	3	4	2	3
Листовой индекс	12.6 9.5	6.9 5.9	4.9 3.6	9.0 7.7	9.5 6.7	6.2 2.9	1.7 —	2.8 2.8
Масса надземная, г/$м^2$	710 697	360 434	281 264	518 560	543 493	353 217	99 —	159 205
Масса подземная, г/$м^2$	212 210	633 360	948 728	230 212	652 411	1003 816	72 —	301 362
Отношение надземной массы к суммарной, %	77 77	36 55	23 27	69 72	45 54	26 21	58 —	34 64
Число побегов, шт/$м^2$	1392 1200	1504 1148	1812 1152	884 824	1928 1352	2180 900	131 —	301 319
Доля отмерших побегов (от осеннего числа), %	8.3 2.9	14.9 35.2	18.2 35.3	9.4 3.6	44.7 44.9	15.1 47.9	—	—
Масса надземной части побега, г	0.53 0.58	0.19 0.31	0.14 0.22	0.57 0.68	0.22 0.36	0.15 0.22	0.75 —	0.52 0.64
Масса подземной части побега, г	0.15 0.17	0.33 0.31	0.47 0.61	0.25 0.25	0.26 0.30	0.43 0.86	0.54 —	0.99 1.13

Примечание. См. табл. 2.

Как видно из табл. 3, максимальный урожай надземной массы (710—697 г/$м^2$) отмечен в двулетних загущенных ценозах обоих видов при различных максимальных показателях листового индекса (12.6 : 9.5). Урожай надземной массы ценозов высокой плотности снизился у *H. odorata* в трехлетних ценозах в 2 раза, в четырехлетних — в 1.3 раза, у *H. repens* — в 1.6 раза. Снижение урожая надземной массы в ценозах низкой плотности наблюдали только в четырехлетнем возрасте: у *H. repens* — в 2.3 раза, у *H. odorata* — в 1.5 раза. На изменение плотности растений в ценозах возможны две реакции: гибель и пластические реакции (Харпер, 1964). Гибель побегов наблюдали во все годы в начале вегетации — в период интенсивного роста побегов при небольшой листовой поверхности, и вызвана она была, вероятно, недостатком пластических веществ.

Известно, что водорастворимые углеводы накапливаются в зимующих основаниях побегов злаков, а в корнях преобладают малоподвижные углеводы в форме гемицеллюлозы, и после выхода из-под снега содержание запасных углеводов низкое (Смелов, Морозов, 1939; Смелов, 1966). В двулетних ценозах *H. repens* погибло 2.9—3.6 % побегов, а у *H. odorata* — 8.3—9.4 % от осеннего числа и частично гибель была обусловлена поражением побегов грибом склеротинией и насекомыми. В последующие годы гибель побегов в ценозах с первоначально низкой плотностью была выше по сравнению с загущенными ценозами, что, вероятно, можно объяснить более быстрым завершением онтогенеза побегов в лучших условиях освещения. По длительности онтогенеза у *Hierochloë* отмечены озимые моноциклические, ди-, и полициклические побеги (Серебряков, 1952). Падение урожайности связано с уменьшением мощности побегов, число которых с возрастом увеличилось в загущенных ценозах в 1.2—1.4 раза, в ценозах низкой плотности — в 2—2.5 раза. Масса побегов уменьшилась в связи с ограниченным листообразованием. В двулетних ценозах на побегах было сформировано до

9—12 листьев, а в трех- и четырехлетних — до 5—7. Размеры листьев также сильно зависят от возраста особей. Так, в центре трехлетней особи *H. odorata* побеги были маломощные, к концу фазы плодоношения они имели только 3 листа, тогда как по периферии особи на двулетних побегах было сформировано к этому сроку по 6 листьев. Средняя длина пластинок в центре и на периферии клона была равна соответственно у 1-го листа — 11.2 : 12.6; у 2-го — 16.7 : 25.9; у 3-го — 22.5 : 37.1; у 4-го — 0 : 45.9; у 5-го — 0 : 60; у 6-го — 0 : 58.5 см. Средняя высота побега в центре особи была 31.8, на периферии — 89.6 см. Поэтому масса надземной части среднего побега особей *H. odorata* при свободном росте была в 1.3—1.4 раза больше массы побегов трехлетних ценозов. У трехлетних особей *H. repens* надземная масса среднего побега была в 1.8—2.1 раза больше массы побегов ценозов. С уменьшением числа и размера листьев на побегах в трех- и четырехлетних ценозах связано снижение листового индекса и урожая надземной массы. Доля фотосинтезирующих органов в суммарной массе ценозов снизилась с возрастом с 77 до 23—26 у *H. odorata* и до 21—27 % у *H. repens*. В четырехкратно загущенных ценозах максимум надземной массы и стабилизация суммарной биомассы на уровне 0.9—1.2 кг/м^2 наступили в 2-летнем возрасте, а затем произошло резкое снижение урожая надземной массы. В разреженных ценозах снижение массы надземных органов и максимум в накоплении подземной массы отмечено в 4-летнем возрасте. Таким образом, при данных ресурсах среды и заданной плотности растений максимальная воздушно сухая биомасса ценоза *H. repens* была равна 1 кг/м^2, у *H. odorata* — 1.3 кг/м^2.

Виды достоверно различались по числу побегов ($P = 99.9$ %) и продуктивности трех- и четырехлетних ценозов в варианте с низкой плотностью размещения растений. Трехлетние ценозы *H. odorata* отличались большей величиной подземной массы (достоверно при $P = 99$ %), а четырехлетние — величиной и надземной, и подземной массы (достоверно при $P = 99$ % и $P = 99.9$ %).

Как видно из табл. 4, влияние видовых особенностей на общую продуктивность у четырехлетних ценозов было выше по сравнению с трехлетними (61.4 : 32.3 %). Урожай надземной массы четырехлетних ценозов определялся на 56.4 % влиянием видов. Влияние плотности особей на урожай надземной массы установлено только у трехлетних ценозов (32.7 %), у которых отмечено снижение урожая в ценозах высокой плотности по сравнению с двулетними. Влияние возраста растений на урожай надземной массы в середине сезона было существенное — 48.9 %, но в конце сезона снизилось до 19.2 %. Влияние видовых особенностей на общую продуктивность ценозов в сезоне возрастало с 10 до 21.8 %, тогда как влияние возраста растений снижалось с 23.5 до 18.2 %. В конце сезона 56.9 % изменчивости продуктивности было обусловлено влиянием видовых особенностей, возрастом растений и взаимодействием этих двух факторов.

Исследованные виды *Hierochloë* уступают по биологической продуктивности высокорослым длиннокорневищным злакам прибрежных местообитаний, таким как *Glyceria maxima* (C. Hartm) Holmb., *Phragmites communis* Trin., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert. В условиях монодоминантных сообществ урожай воздушно сухой надземной массы этих злаков превышает 100—120 ц/га. *H. odorata* и *H. repens* близки по продуктивности надземной массы к менее рослым длиннокорневищным злакам влажных пойменных лугов, дающим в благоприятных условиях до 50—70 ц/га сена, таким как *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Alopecurus pratensis* L., *Agrostis stolonifera* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski. (Растения..., 1974; Экзерцева, 1976). За 4 года опытов в почве было накоплено в пересчете на 1 гектар 82—100 ц воздушно сухих корней и корневищ. В опытах А. В. Колосовой и Е. А. Тарабриной (см. Смелов, 1966) на сеяном лугу на 4-й год накапливалось близкое количество подземной биомассы — 110 ц/га.

Итак, гексаплоидная *H. odorata* и тетраплоидная *H. repens* в условиях отсутствия конкуренции имели близкую вегетативную продуктивность на индивидуальном и популяционном уровнях. Продуктивность трех- и четырехлетних ценозов *H. odorata* была выше таковой ценозов *H. repens*. Растения популяции, обитающей на восточной

ТАБЛИЦА 4

Влияние вида, плотности ценоза и возраста растений на урожай надземной и общей массы в конце фазы плодоношения и в конце сезона

Возраст, лет	Срок учета в сезоне	Доля влияния фактора			*F*-критерий		
		A	B	AB	A	B	AB
		Вариант <<Виды (А) — плотность ценозов (В)>>					
2	Середина				$\frac{0}{0}$	$\frac{3.4}{2.3}$	$\frac{0.1}{0}$
	Конец				$\frac{1.2}{0.2}$	$\frac{0.4}{3.9}$	$\frac{3.2}{0.7}$
3	Середина	$\frac{0}{32.3}$	$\frac{32.7}{0}$		$\frac{0}{9.55}$	$\frac{8.85}{3.81}$	$\frac{2.2}{0.2}$
	Конец	$\frac{0}{42.4}$			$\frac{0}{13.27}$	$\frac{0.9}{2.0}$	$\frac{0.1}{0}$
4	Середина	$\frac{0}{26.1}$			$\frac{3.37}{5.89}$	$\frac{0.1}{0.54}$	$\frac{2.0}{0.1}$
	Конец	$\frac{56.4}{61.4}$			$\frac{25.1}{27.36}$	$\frac{0.6}{0.15}$	$\frac{2.8}{0.9}$
		$F_{0.05} = 4.49$, $F_{0.01} = 8.53$, $F_{0.001} = 16.12$					
		Вариант <<Виды (А) — возраст (В)>>					
	Середина	$\frac{0}{10}$	$\frac{48.9}{23.5}$		$\frac{0.42}{8.76}$	$\frac{26.46}{10.30}$	$\frac{0.5}{2.26}$
	Конец	$\frac{9.1}{21.8}$	$\frac{19.2}{18.2}$	$\frac{0}{16.8}$	$\frac{7.47}{27.32}$	$\frac{7.89}{11.41}$	$\frac{2.5}{10.53}$
		$F_{0.05} = 4.01$, $F_{0.01} = 4.98$, $F_{0.001} = 7.76$					

Примечание. Над чертой приведены значения критериев для надземной массы, под чертой — для общей массы.

границе ареала *H. repens* в Кулундинской степи, отличались меньшей вегетативной подвижностью и интенсивностью побегообразования, меньшей величиной листового индекса, но более высокой продуктивностью фотосинтеза по сравнению с прибрежной *H. odorata*. Биологические особенности видов и возраст растений определяли 57 % изменчивости продуктивности ценозов, доля влияния неучтенных факторов — 43 %.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Л. Н. К биологии и экологии многолетних трав // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 11. С. 1582—1588.

Дональд С. Конкуренция за свет у сельскохозяйственных культур и пастбищных растений // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 355—394.

Злобин Ю. А. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Препринт. Владивосток, 1984а. 60 с.

Злобин Ю. А. Ценотические популяции растений. Препринт. Владивосток, 1984б. 51 с.

Растения сенокосов и пастбищ. М., 1974. 195 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.

Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. М., 1966. 365 с.

Смелов С. П., Морозов А. С. О локализации запасных пластических веществ у луговых злаков // Бот. журн. 1939. Т. 24. № 2. С. 157—165.

Смирнов П. А. О *Hierochloë odorata* авторов среднерусской флоры // Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. 1958. Т. 63. Вып. 5. С. 77—82.

Харпер Дж. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 11—54.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 926 с.

Шохина Н. К. Особенности побегообразования зубровки душистой (*Hierochloë odorata* (L.) Wahl.) в первый год жизни // Перспективные полезные растения флоры Сибири. Новосибирск, 1973. С. 129—135.

Экзерцева В. В. Манник большой // Биологическая флора Московской области. М., 1976. Вып. 3. С. 90—104.

Hubbard C. E. Grasses. Handmondsworth. Middlesek. 1954. 428 p.

Weimarck G. Variation and taxonomy of *Hierochloë* (*Gramineae*) in the Northern Hemisphere // Bot. Notiser. 1971. Bd 124. N 1. S. 129—175.

SUMMARY

Productivity of *Hierochloë repens* ($2n = 28$) and *H. odorata* ($2n = 42$) was studied in artificial coenoses of high (20 plants/m^2) and low (5 plants/m^2) density, as well as under the individual optimum conditions during 4 years. The individual and the populational productivity of the species proved to be similar under conditions of the coenotic optimum. The productivity of three-year-old and four-year-old coenoses of *H. odorata* was higher than that of *H. repens*. The steppe species *H. repens* showed lower vegetative mobility, shooting intensity and leaf area index, and higher netphotosynthesis as compared to the riverine species *H. odorata*.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 9)

Стр.

ЛИШАЙНИКИ — LICHENES

Anaptychia mereschkowskii (Tomin) Kulakov **comb. nov.** 100

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Diphasiastrum wilceae Ivanenko **sp. nov.** 130

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.381.2

© Ю. А. Иваненко

НОВЫЙ ВИД *DIPHASIASTRUM* (*LYCOPODIACEAE*) ИЗ КИТАЯ И ВОСТОЧНОЙ ИНДИИ

Yu. A. IVANENKO. A NEW SPECIES OF *DIPHASIASTRUM* (*LYCOPODIACEAE*) FROM CHINA AND THE EASTERN INDIA

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9, кафедра ботаники
Факс (812) 328-97-03
E-mail: yulana@JI1103.spb.edu

Поступила 04.12.2002

Описан новый вид *Diphasiastrum wilceae* из Китая и Восточной Индии. Отмечена идентичность *D. wilceae* растению, которое J. Wilce (1965) называла «китайским растением». Указаны отличия *D. wilceae* от близкородственных видов *D. complanatum, D. multispicatum* и *D. tristachyum*. Обсуждено несколько гипотез о причинах значительной изменчивости *D. wilceae*, в том числе гипотеза межвидовой гибридизации.

Ключевые слова: *Diphasiastrum*, новый вид, Китай, Восточная Индия.

J. Wilce (1965) в своей монографии, посвященной систематике секц. *Complanata* Victorin рода *Lycopodium* L., указала на произрастание в горах Юго-Западного Китая, на Тайване и в Ассаме особой формы плауна, сочетающей в себе признаки *Lycopodium complanatum* L., *L. tristachyum* Pursh и *L. multispicatum* Wilce. Считая таксономическое выделение этой формы плауна преждевременным, Wilce дала ей условное название «Chinese plant» («китайское растение»). Согласно ее предположению, популяции «китайского растения» могут представлять собой скопления гибридов 3 вышеупомянутых видов, но, возможно, относятся и к самостоятельному «хорошему» виду. В последнем случае сходство некоторых образцов «Chinese plant» с *L. complanatum, L. tristachyum* и *L. multispicatum* можно объяснить случайной межвидовой гибридизацией «китайского растения» со всеми 3 видами и последующей интрогрессией генов. Другое вероятное объяснение данного сходства — архаичность «китайского растения», происходящего от примитивной группы, сочетавшей в себе признаки *L. complanatum* и *L. tristachyum.*

Как отмечает Wilce, имевшегося в ее распоряжении гербарного материала было недостаточно для того, чтобы сделать обоснованный выбор между альтернативными гипотезами о происхождении и таксономическом статусе «китайского растения». Очевидно, поэтому она не сделала подробного описания последнего, но привела результаты измерений некоторых его признаков и дала схематическое изображение прямостоячего побега этого плауна. Кроме «китайского растения», для территории Китая Wilce (1965) указала следующих представителей секц. *Complanata* — *L. veitchii* Christ., *L. alpinum* L., *L. wighitianum* Wall. ex Grev. et Hook., *L. complanatum, L. tristachyum* и *L. multispicatum.*

Ch. E. De Vol (1975) в обработке сем. *Lycopodiaceae* Beauv. ex Mirb. для «Флоры Тайваня» указывает для территории острова 2 представителей секц. *Complanata* рода *Lycopodium*: *L. veitchii* и *L. complanatum.* Он отметил неоднородность тайваньского материала по *L. complanatum*, в котором, по его предположению, можно выделить 2 разновидности или 2 подвида. Позднее (De Vol, Kuo, 1979) были приведены для Тайваня 3 вида из секц. *Complanata* рода *Lycopodium*: *L. veitchii, L. multispicatum* и *L. wightianum*. Авторы отмечают, что прежние указания для острова *L. complanatum* ошибочны и относятся к *L. multispicatum* и *L. wightianum*. Кроме того, на Тайване, по мнению авторов, произрастает упоминавшееся Wilce «китайское растение». Однако они воздержались от описания «китайского растения» в качестве нового вида и не указали его отличий от *L. multispicatum* и *L. wightianum*.

В 1985 г. C.-M. Kuo опубликовал новую ревизию папоротникообразных Тайваня, в которой он отметил, что все образцы *L. multispicatum* из Тайваня не отличаются от кратко охарактеризованного Wilce «китайского растения» и лишь немного отличаются от типичного образца *L. multispicatum* («Merill 963») с о-ва Лусон (Филиппины). Заметим, что дубликаты образца «Merill 963» Wilce видела в Гербариях Ботанического сада Женевы (G) и Смитсоновского института (US) и определила их как *L. multispicatum*. Мнение Kuo об идентичности «китайского растения» и *L. multispicatum* противоречит взглядам Wilce на данную проблему. Так, уже в первой своей работе по систематике *L. complanatum* agg. Wilce (1961) указала на наличие в Юньнане и Тибете популяций плауна со сплюснутыми веточками, родственного *L. multispicatum*, но не тождественного этому виду. Именно этот похожий на *L. multispicatum* плаун Wilce (1965) назвала позднее «китайским растением». Wilce (1965, p. 150) характеризует взаимоотношения между этими двумя плаунами следующим образом: «*Lycopodium multispicatum* иногда трудно отличить от „китайского растения”, но обычно большее число стробилов на ножке, более округлые или свернутые веточки, немного менее выступающие основания нижних листьев и менее выраженный „моноподиальный” облик первого вида, так же как и небольшая величина спор, заметная при исследовании под микроскопом, в общем позволяют разделять оба растения». Для Тайваня ею приводится список изученных образцов и «китайского растения», и *L. multispicatum*. Таким образом, очевидно, что для Wilce «китайское растение» и *L. multispicatum* — разные, хотя и сходные между собой, объекты таксономического исследования. Поэтому мы не разделяем суждения Kuo об идентичности «китайского растения» и *L. multispicatum*.

Kuo (1985) описал из Тайваня новый вид из родства *L. complanatum*: *Lycopodium yueshanense* Kuo. По его мнению, именно *L. yueshanense* был неверно определен De Vol и Kuo (1979) как *L. wightianum*. Kuo считает, что новый вид, распространенный в альпийском поясе гор на Тайване, по-видимому, занимает промежуточное положение в отношении морфологии и экологии между *L. veitchii* и *L. multispicatum*. Морфологические различия между *L. yueshanense* (под названием *L. wightianum*) и *L. multispicatum* приведены в работе De Vol и Kuo (1979). Для *L. yueshanense* характерны глубоко погруженное в подстилку или почву корневище, направленные кверху боковые ветви, при этом нижние листья уплощенных веточек примерно одинаковые по размеру с верхними. Для *L. multispicatum* характерны длинные наземноползучие побеги, широко распростертые боковые ветви; нижние листья уплощенных веточек более короткие, чем верхние. К сожалению, в крупнейших Гербариях России (LE, MHA), где представлены материалы по *Lycopodiaceae* из Восточной Азии, нет образцов плаунов из Тайваня. Поэтому сравнение *L. yueshanense* с «китайским растением» довольно затруднительно для нас.

Во 2-м издании «Флоры Тайваня» J.-L. Tsai и W.-C. Shien (1994) приводят для острова только 2 вида *Lycopodium* из секц. *Complanata*: *L. veitchii* и *L. complanatum*. Без каких-либо комментариев они отнесли *L. multispicatum* и *L. yueshanense* к синонимам *L. complanatum*. По нашему мнению, *Lycopodium complanatum* и *L. multispicatum* — разные и притом хорошо различающиеся виды. Судя по описаниям (Kuo, 1985), *L. complanatum* и *L. yueshanense* также хорошо различаются между собой.

R.-C. Ching (1981, 1982) в своей ревизии китайских представителей сем. *Lycopodiaceae* (s. l.) признал род *Diphasiastrum* Holub соответствующим по объему секц. *Complanata* роду *Lycopodium*. Для территории Китая указано 3 вида *Diphasiastrum*: *D. alpinum* (L.) Holub, *D. complanatum* (L.) Holub и *D. veitchii* (Christ) Holub. О других видах *Diphasiastrum*, указанных Wilce (1965) для территории этой страны, не упоминается: *D. wightianum* (Wall. ex Grev. et Hook.) Holub, *D. tristachyum* (Pursh) Holub и *D. multispicatum* (Wilce) Holub.

Ching (1982) описал из провинции Юньнань новую разновидность *D. complanatum* var. *glaucum* Ching, отличающуюся от типовой разновидности более широкими конечными веточками, достигающими 3.5—4.0 мм в шир., и сизоватой окраской нижней стороны веточек. Можно предположить, что эта описанная разновидность таксономически идентична *D. multispicatum*. Именно для *D. multispicatum* характерна сизая окраска нижней стороны веточек, и, по данным Wilce (1965), этот вид встречается в Юго-Западном Китае. Других сведений об изменчивости *D. complanatum* в Китае или об отличии китайских образцов этого вида от европейских Ching она не приводит.

Авторы последней таксономической ревизии сем. *Lycopodiaceae* s. str. для Китая L.-B. Zhang и H.-S. Kung (2000) также указывают для территории этой страны 3 вида и 2 разновидности *Diphasiastrum*: *D. alpinum, D. complanatum* var. *complanatum*, *D. complanatum* var. *glaucum* и *D. veitchii*. Рассмотрев вопрос о распространении *Diphasiastrum wightianum*, они выражают сомнение о наличии в Тибете этого преимущественно тропического вида. Следует, однако, помнить, что *Lycopodium wightianum* был описан по материалу из Восточной Индии, т. е. из региона, расположенного непосредственно к югу от Тибета. Wilce (1965) упоминает виденные ею образцы *L. wightianum* из Китая (без точного указания местонахождения) и Сиккима, штата Индии, граничащего с Тибетским автономным районом Китая. Поэтому обнаружение *D. wightianum* в южном Тибете, на наш взгляд, вполне вероятно. Zhang и Kung (2000) не обсуждают своеобразие китайских образцов *D. complanatum* и не упоминают о заинтересовавшем Wilce «китайском растении». Так же как и Tsai и Shien (1994), Zhang и Kung относят *Lycopodium multispicatum* и *L. yueshanense* в синонимы к *Diphasiastrum complanatum*. Мы считаем это таксономическое решение неверным. Критический пересмотр гербарного материала по сем. *Lycopodiaceae* из зарубежной Азии, хранящегося в Гербариях Санкт-Петербурга (LE) и Москвы (MHA), позволил сделать вывод о том, что в Юго-Западном и Южном Китае и в Восточной Индии встречается новый вид *Diphasiastrum*, описание которого приводится ниже.

Diphasiastrum wilceae Ivanenko sp. nov. — Planta fruticulo similis, plerumque herbacea perennis apellatur. Rhizoma non profunde (ad 3 cm profundidatem) in terra vel stramento sepulta, teres, 1.5—3 mm in diam., folia rhizomatis cum laminis liberis 1.5—3.3 mm lg., 0.5—1.7 mm lt. Caules erecti a rhizomate abeunt. Caules erecti cum strobilis 20.5—38.7 cm alt., partes vegetativae caulium erectorum 11.8—34 cm alt. Caulis erectus cum axe centrali distincto, plerumque pseudomonopodiali, tereti vel paene tereti, producente 1—3 systemata ramorum lateralium per annum. Folia axis centralis lineari-lanceolata, ad apicem augmenti annotini axis centralis subulata, apice obtusa vel attenuate acutata, cum basi expressa decurrenti, cum lamina libera 1.9—4.6 mm lg., 0.4—1.1 mm lt. Ramuli laterales vegetativi valde complanati 1.8—5 mm lt. (cum laminis liberis foliorum lateralium), crescunt tantum per duos annos. Ramus lateralis vegetativus anniculus 3—6(7) dichotomias succedaneas habet. Augmenta anni secundi non ramificantia, 0.9—6.5 cm lg. Augmenta annotina ramulorum lateralium vegetativorum cum contracturis terminalibus abruptis et conspicuis. Folia ramulorum vegetativorum quadriserialia, decussata, trimorpha. Folia superiora oblongo-oblanceolata vel lanceolata, cum basi longa convexa decurrenti, apice obtusata vel acuta, 2.4—7.7 mm lg. (cum basi); laminae liberae foliorum superiorum 1.1—2.6 mm lg., 0.5—1 mm lt. Folia lateralia 2.6—7.2 mm lg. (cum basi adnata); laminae liberae foliorum lateralium 1—2.9 mm lg., versus apicem sensim angustatae, falcatae, incurvatae, raro triangulares, adpressae vel oblique antrorsae. Margo folii lateralis paulum involutus vel paene haud involutus. Folia inferiora modice evoluta; laminae liberae foliorum inferiorum 1—3 mm lg., 0.3—0.8 mm lt., anguste triangulares, basi subito dilatatae, apice acutae; bases decurrentes foliorum inferiorum subnullae vel distinctae, plerumque paulum distinctae. Rami fertiles laterales plerumque secundo vel tertio post caulis erecti proventum anno excrescunt. Rami fertiles laterales in axis centralis caulis erecti annotino augmento bini raro singuli disponuntur. Pedunculi cum strobilis ramis fertilibus suf-

fulti, uno anno tardius quam rami fertiles apparentes. Rami fertiles additionales interdum in ramis lateralibus vegetativis bene evolutis quoque excrescunt. Pedunculus cum strobilis interdum apice talium ramorum bene evolutorum formatur. Raro pedunculus cum strobilis etiam apice caulis erecti axis centralis dispositus. Rami fertiles 0.8—9.1 cm lg. Pedunculi 6.7—18.1 cm lg., 0.6—1.3 mm in diam. Pedunculi folia sterilia in verticillis quaterna vel alterna. Laminae liberae foliorum sterilium 2—4.2 mm lg., 0.4—1 mm lt., lineari-lanceolata vel subulata, apice obtusa vel acutata, prope apicem margine albomembranacea; bases decurrentes foliorum sterilium paulum distinctae vel nullae. Strobili 1.3—2.5 cm lg., numero 2—8, plerumque 4, pedunculo suffulti, apice pedunculi sessiles vel saepius pedicellati. Pedicellus 0.4—3.2 cm lg. Sporophylloida cum basibus adnatis 2.4—3.7 mm lg., laminae liberae sporophylloidorum 1.5—2.9 mm lg., 1.5—2.1 mm lt.; sporophylloida margine membranacea, sporophylloidis *Diphasiastri complanati* consimilia.

Typus: «Szechuan: A. Henry s. n.» (LE). Duos caules erectos magnos in huius speciminis parte dextra pro typo agnoscimus. Tres caules erecti minores in huius speciminis parte sinistra fortasse ad huius speciei formam propriam spectant.

Affinitas. Ab *Diphasiastro complanato* rhizomatibus omnino in terra vel stramento sepultis (nec repentibus partim superficialibus), ramulis vegetativis per duos tantum annos (nec per tres aut quattuor annos) crescentibus, laminis liberis foliorum lateralium versus apicem sensim angustatis (nec abrupte acutatis), pedunculis longioribus (6.7—18.1 cm lg., nec 1.2—7 cm lg.) differt. Ab *Diphasiastro multispicato* rhizomatibus in terra vel stramento sepultis (nec repentibus superficialibus), foliis rhizomatis apiculis longis capilliformibus carentibus, caulibus erectis manifeste orthotropis (nec orthotropis plagiotropisque alternantibus), ramulis vegetativis subtus pallide viridibus (nec glaucis), pedunculis 2—8 strobilos, saepe 4 (nec 4—21 strobilos) ferentibus differt. Ab *Diphasiastro tristachyo* ramulis vegetativis plus minusve diffusis (nec fasciculatis) latioribus (1.8—5 mm, saepe 2.8 mm lt., nec 1—2.0 mm lt.) supra viridibus, subtus pallide viridibus (nec glaucis), laminis liberis foliorum lateralium plerumque falcatis incurvatis (nec anguste triangularibus appressis), apicibus axium centralium frequenter pedunculis cum strobilis carentibus (nec plerumque ferentibus) differt.

Distributio. China austro-occidentalis et australis (Sichuan, Yunnan, Guizhou, Guangdong, insula Taiwan), India orientalis (in parte orientali).

Haec species in honorem generis *Lycopodii* s. lat. investigatoris cl. Joan Hubbell Wilce nominatur.

Растение кустарничковидное, обычно называемое многолетним травянистым. Корневище неглубоко (до 3 см) погруженное в грунт или в подстилку, вальковатое, его диаметр 1.5—3.0 мм, листья со свободными пластинками 1.5—3.3 мм дл. и 0.5—1.7 мм шир. От корневища отходят прямостоячие побеги со стробилами 20.5—38.7 см выс., их вегетативные части 11.8—34.0 см выс. Главная ось прямостоячего побега хорошо выражена, обычно псевдомоноподиальная, вальковатая или почти вальковатая, образующая 1—3 системы боковых ветвей за сезон. Листья главной оси линейно-ланцетные, в конце годичного прироста шиловидные, на верхушке тупые до оттянуто заостренных, с выраженным низбегающим основанием, со свободной пластинкой 1.9—4.6 мм дл. и 0.4—1.1 мм шир. Боковые вегетативные веточки сильно сплюснутые 1.8—5 мм в ширину вместе со свободными пластинками боковых листьев, растут только в течение 2 лет. Боковая вегетативная ветвь первого года роста имеет 3—6(7) последовательных дихотомий. Приросты 2-го года неветвящиеся, 0.9—6.5 см дл. Сужения в конце годичных приростов боковых вегетативных веточек резкие и заметные. Листья боковых вегетативных веточек 4-рядные, крестообразно расположенные, триморфные. Верхние листья продолговато-обратноланцетовидные до ланцетных, с длинным выпуклым низбегающим основанием, на верхушке притупленные до острых, 2.4—7.7 мм дл. вместе с основанием, свободные пластинки 1.1—2.6 мм дл. и 0.5—1 мм шир. Боковые листья 2.6—7.2 мм дл. вместе с приросшим основанием, свободные пластинки 1—2.9 мм в длину, к верхушке постепенно суженные; серповидно изогнутые к оси веточки, реже треугольные, прижатые или косо вперед направленные. Край бокового листа слабо завернут или почти не завернут на ниж-

нюю сторону веточки. Нижние листья умеренно развитые; свободные пластинки нижних листьев 1—3 мм дл. и 0.3—0.8 мм шир., узкотреугольные, внезапно расширенные к основанию, на верхушке острые; низбегающие основания нижних листьев от практически отсутствующих до выраженных, обычно слабо выражены. Фертильные боковые ветви обычно образуются на 2-й или 3-й год после появления прямостоячего побега. Фертильные боковые ветви расположены на годичном приросте главной оси прямостоячего побега в числе 2, редко 1. Ножки со стробилами, расположенными на фертильных ветвях, развиваются на следующий год после фертильных ветвей. Иногда дополнительные фертильные ветви образуются также на сильно развитых боковых вегетативных ветвях. Иногда ножка со стробилами формируется на верхушке таких сильно развитых ветвей. Редко ножка со стробилами расположена также на верхушке главной оси прямостоячего побега. Фертильные ветви 0.8—9.1 см дл. Ножки 6.7—18.1 см дл., 0.6—1.3 мм в диам. Стерильные листья ножки располагаются в мутовках по 4 или в очередном порядке. Свободные пластинки стерильных листьев ножки 2—4.2 мм дл. и 0.4—1 мм шир., линейно-ланцетные до шиловидных, на верхушке тупые до заостренных, по краю близ верхушки белопленчатые; низбегающие основания слабо выраженные или отсутствуют. Стробилы 1.3—2.5 см дл., в числе 2—8, чаще всего 4 на ножке, сидячие на верхушке ножки или, чаще, на ножечке (ответвлении в верхней части ножки). Ножечка 0.4—3.2 см дл. Спорофиллоиды вместе с приросшими основаниями 2.4—3.7 мм дл., свободные пластинки спорофиллоидов 1.5—2.9 мм дл., 1.5—2.1 мм шир.; спорофиллоиды по краю пленчатые, похожи на спорофиллоиды *Diphasiastrum complanatum*.

Тип: «Szechuan: A. Henry s. n. [два крупных прямостоячих побега в правой части гербарного листа]» (LE). Три более мелких прямостоячих побега в левой части, возможно, относятся к особой форме этого вида.

Паратипы (paratypi): «Herb. Ind. Or. Hab. Khassia. Regio temp. Alt. 6000 ped. Coll. J. D. He. et T. T.»; «Plants of Kweichow province, China. Grassy meadow, alt. 1900 m., prostrate herb with yellowish strobili. Niu Tou Shan. Fan Ching Shan. Collected...by Albert N. Steward, C. Y. Chiao, and H. C. Cheo. Sept. 7 1931. N 407»; «Plantae Yunnanense. Anno 1916 in districtu Yunnan fu ab O. Schoch collectae. N 153. Statio ad Atera (?) montium. Mense Maji 26. Alt. Circ. 2000 m.»; «Flora of Kwantung. Fairly common; dry, steep slope, sandy soil; 7 in. ht.; flower brown. Yam Na Shan (Yit Nga Shan), (Mei (Kaying) District), collected with the cooperation of Arnold arboretum, Harvard University. Coll. Tsang W. T. 21409 Aug. 4—31, 1932»; «КНР пров. Юньнань; вост. склон хр. Цан-шань против г. Дали; между сел. Цзун-хоцун и буддийским храмом; *h* — 2300—2600 м над ур. м. У. Чжэн, М. Кирпичников, Ан. Федоров, И. Линчевский. 30 V 1955. № 1397»; «КНР пров. Юньнань, пер. между дол. Р. Нуцзян (Салуэн) и г. Тэнчун, моховой субтропический лес; *h* — 2400 м над ур. м. У. Чжэн-и, Цзо-по Чжэн, Ан. Федоров, И. Линчевский, М. Кирпичников. 10 V 1955. № 916/104»; «A. HENRY. CHINA, N 10, 750. YUNNAN Mengzi, N. mts 7000» (все образцы LE); «Yangbi Xian, W Side of Diancang Shan mountain range. En route from Xueshanhe to Dapingzi. Elevation 2600—3000 m. Lat. 25°43′ N, Long. 100°02′ E. 1984 Sino-Amer. Bot. Exped. No. 197. 17 June 1984. Participans: B. Bartholomew (CAS); D. E. Boufford (A); H. W. Li (KUN); C. G. Ma (PE); D. H. Nicolson (US); T. S. Ying (PE); S. W. Yu (KUN)»; «Sino-American Botanical Expedition to Yunnan Province. China. N 197. 17 VI 1984. Bartholomew, Boufford et al. Spec. N 2»; «Yangbi Xian, W Side of Diancang Shan mountain range. Malutang, vicinity of Chang Shan. Mixed broad-leaved evergreen forest. Elevation ca. 2700 m. Lat. 25°46′ N, Long. 100°01′ E. Growing on ground in thicket openings. 1984 Sino-Amer. Bot. Exped. N 400. 23 June 1984. Participans: B. Bartholomew (CAS); D. E. Boufford (A); H. W. Li (KUN); C. G. Ma (PE); D. H. Nicolson (US); T. S. Ying (PE); S. W. Yu (KUN)» (все образцы MHA).

Родство. От *Diphasiastrum complanatum* отличается корневищами, целиком погруженными в землю или подстилку (а не ползучими, частично наземными), вегетативными веточками, ограниченными в росте двумя годами (а не тремя или четырьмя), свободными пластинками боковых листьев, по направлению к верхушке постепенно суженными (а не резко заостренными), более длинными ножками (6.7—18.1 см, а не 1.2—7 см дл.). От *Diphasiastrum multispicatum* отличается корневищами, погруженными в землю или подстилку (а не ползучими, наземными), листьями корневищ, лишенными длинных волосовидных окончаний, прямостоячими побегами явно ортотропными (а не попеременно ортотропными и плагиотропными), вегетативными веточками снизу бледно-зелеными (а не сизыми), ножками, несущими 2—8, обычно 4 стробила, а не 4—21. От *Diphasiastrum tristachyum* отличается вегетативными веточками более или менее раскидистыми (а не пучковатыми), более широкими (1.8—5 мм, обычно 2.8 мм, а не 1—2.0 мм шир.), сверху зелеными, снизу бледно-зелеными (а не сизыми), свободными пластинками боковых листьев, обычно серповидно внутрь изогнутыми (а не узкотреугольными, прижатыми), верхушками главных осей, часто не несущими ножек со стробилами (а не обычно несущими).

Распространение. Юго-Западный и Южный Китай (провинции Сычуань, Юньнань, Гуйчжоу, Гуандун, о-в Тайвань) и Восточная Индия.

Вид назван в честь известной исследовательницы рода *Lycopodium* s. lat. Джоан Хаббл Вилс.

В описании мы охарактеризовали жизненную форму *Diphasiastrum wilceae* не как многолетнюю траву, а как кустарничковидную, так как эта характеристика более подходит для растения с многолетними ортотропными побегами. Мнение о необоснованности применения ко многим папоротникообразным растениям термина «трава» давно уже высказано в литературе (Хохряков, 1981). Высказано предложение выделить плауны, хвощи и папоротники в особые группы жизненных форм (Киселева и др., 1987). Возможно, таких представителей сем. *Lycopodiaceae*, как виды *Diphasiastrum* и *Lycopodium*, лучше называть кустарничковидными растениями, и лишь растения с недолговечными системами побегов, подобные *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, могут быть названы травовидными.

Wilce (1965) отметила значительную изменчивость «китайского растения». Доступный для изучения гербарный материал по *D. wilceae* позволяет нам подтвердить данное наблюдение. Так, боковые вегетативные веточки прямостоячих побегов этого вида могут быть раскидистыми, дуговидно отклоненными или весьма сближенными, косо вверх направленными. Свободные пластинки боковых листьев варьируют по форме от серповидно внутрь изогнутых до треугольных, косо вперед направленных. Возможно, бóльшая степень изменчивости *D. wilceae* связана с изолированностью отдельных популяций этого вида, разбросанных по горным системам Китая и Восточной Индии. Судя по данным этикеток гербарных образцов, *D. wilceae* произрастает под пологом леса или в луговых сообществах на высотах от 1900 до 2600 м. Очевидно, различные условия местообитания также влияют на облик растений этого вида.

Еще одна вероятная причина изменчивости *D. wilceae* указана Wilce (1965): возможная гибридизация этого вида с *D. complanatum, D. tristachyum* и *D. multispicatum* и связанная с этим интрогрессия генов. По нашим данным, типичный *D. complanatum* встречается только на северо-востоке Китая в провинциях Гирин и, вероятно, Хэйлунцзян. Zhang и Kung (2000) указывают, что *D. complanatum* встречается также в провинциях Гуандун, Гуанси, Гуйчжоу, Сычуань, Фуцзянь, Хубэй, Хунань, Цзянси, Чунцин, Юньнань, в Тибетском автономном районе и на Тайване. К сожалению, мы не видели образцов *Diphasiastrum* из Гуанси, Фуцзяня, Хубэя, Хунаня, Цзянси, Чунцина, Тибетского автономного района и Тайваня. По нашему мнению, все эти указания следует относить к *D. wilceae* и, в меньшей степени, к *D. multispicatum*. По-видимому, *D. wilceae* и *D. complanatum* изолированы географически. Гибридизация между ними не исключена, но маловероятна. Аналогичное распространение имеют в Китае, по данным Zhang и Kung, 2 других родственных вида плаунов: *Lycopodium clavatum* L. и *L. japonicum* Thunb. ex Murray. Первый из них встречается только в Северо-Восточном Китае, а второй широко распространен в более южных районах Китая. Области распространения в Китае *L. japonicum* и *D. wilceae* хорошо совпадают.

Также очень мала вероятность скрещивания между *D. wilceae* и *D. tristachyum*. Wilce (1965) указывает единственное местонахождение *D. tristachyum* в Китае: «Yunnan-Sen, l'Delavay in 1895» (P). Обнаружение изолированной популяции амфиатлантического вида *D. tristachyum* в Юго-Западном Китае близ границы Юньнаня и Тибета представляется загадочным и вызывает сомнение. Вероятно, здесь имеет место ошибка определения или ошибка этикетки. Но даже в том случае, если изолированное местонахождение *D. tristachyum* в Китае действительно имеется, влияние возможной гибридизации между *D. wilceae* и *D. tristachyum* на изменчивость 1-го вида чрезвычайно ограничено. Учитывая наблюдения Wilce (1965) и Kuo (1985), можно предположить, что в Юньнане и на Тайване *D. wilceae* скрещивается с *D. multispicatum*, вследствие чего появляются гибридные растения с переходным характером признаков. Однако мы таких промежуточных растений в исследованном гербарном материале не видели.

Несмотря на значительную изменчивость, диагностические признаки *D. wilceae* выдерживаются довольно строго. Например, свободные пластинки боковых листьев *D. wilceae* всегда постепенно суженные к верхушке в отличие от *D. complanatum*, у которого свободные пластинки боковых листьев внезапно заостренные. При сравнении (см. таблицу-вклейку) боковых вегетативных веточек (с нижней стороны) *D. wilceae* и 3 родственных ему видов — *D. complanatum, D multispicatum* и *D. tristachyum* — хорошо заметны межвидовые различия, касающиеся ширины боковых веточек, формы боковых листьев и степени развития нижнего листа, наиболее редуцированного у *D. complanatum*. Дальнейшее изучение материалов по представителям *Diphasiastrum* из Китая позволит лучше понять взаимоотношения *D. wilceae* с родственными ему видами.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность своим коллегам ботаникам М. Г. Потаповой (Академия Естественных наук, Филадельфия), Dr. Jia Yu (Институт ботаники, Пекин), Dr. Li-Bing Zhang (Чэндунский институт биологии), а также энтомологу В. И. Гусарову (Санкт-Петербургский государственный университет) за присланные оттиски статей. Автор благодарит филолога Д. В. Крейера (Санкт-Петербургский государственный университет) за работу по редактированию латинского текста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Киселева К. В. и др. Определитель растений Мещёры. М., 1987. Ч. 2. 224 с.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М., 1981. 168 с.

Ching R.-C. The taxonomy of Chinese *Lycopodiaceae* (sen. lat.). I // Acta Bot. Yunnan. 1981. Vol. 3. N 1. P. 1—9.

Ching R.-C. The taxonomy of Chinese *Lycopodiaceae* (s. lat.). III // Acta Bot. Yunnan. 1982. Vol. 4. N 2. P. 119—128.

De Vol Ch. E. Lycopodiaceae // Flora of Taiwan. Taipei, 1975. Vol. 1. P. 27—47.

De Vol Ch. E., Kuo C.-M. Additional notes on Taiwan pteridophytes // Taiwania, 1979. Vol. 24. P. 106—114.

Kuo C.-M. Taxonomy and phytogeography of Taiwanese pteridophytes // Taiwania. 1985. Vol. 30. P. 5—99.

Tsai J.-L., Shien W.-C. 2. *Lycopodiaceae* // Flora of Taiwan. Second edition Taipei, 1994. Vol. 1. P. 29—44.

Wilce J. H. Lycopodium complanatum L. and four new allied species of the old world // Nova Hedw. 1961. Bd 3. Hf. 1. S. 93—117.

Wilce J. H. Section *Complanata* of the genus *Lycopodium* // Beih. Nova Hedw. 1965. Hf. 19. 233 S.

Zhang L.-B., Kung H.-S. The reclassification of *Lycopodiaceae* (s. str.) in China // Acta Phytotax. Sin. 2000. Vol. 38. N 3. P. 266—275.

SUMMARY

The new species *Diphasiastrum wilceae* sp. n. from China and the Eastern India is described. *D. wilceae* is identified with a plant called «Chinese plant» by J. Wilce (1965). Distinctions of *D. wilceae* from related species *D. complanatum, D. multispicatum* and *D. tristachyum* are described. Several hypotheses are discussed to explain the high variability of *D. wilceae* (including the hypothesis of intraspecific hybridization).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(571.6)

© М. В. Крюкова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА СЕВЕРНОМ СИХОТЭ-АЛИНЕ

M. V. KRYUKOVA. NEW AND RARE PLANT SPECIES IN THE NORTHERN SIKHOTE-ALIN

Институт водных и экологических проблем
680000 Хабаровск, ул. Ким Ю Чена, 65
Факс (4212) 21-75-73
E-mail: flora@ivep.as.khb.ru

Поступила 17.12.2002

Приведены сведения о находках на Северном Сихотэ-Алине некоторых новых, редких и исчезающих видов растений Красной книги Хабаровского края, а также данные об их распространении.

Ключевые слова: редкие и исчезающие виды растений, ареал, Северный Сихотэ-Алинь.

В течение 1996—2002 гг. автором проводились флористические исследования на территории Северного Сихотэ-Алиня в составе различных отрядов Института водных и экологических проблем (ИВЭП) Дальневосточного отделения РАН с целью ревизии местообитаний редких и исчезающих видов сосудистых растений и уточнения их современного состояния и распространения после катастрофических пожаров 1997—2001 гг. Некоторые сведения по биохорологии редких таксонов оказались новыми.

Ниже приводится список редких видов сосудистых растений, расположенных в алфавитном порядке. Номенклатура таксонов дана по сводке С. К. Черепанова (1995). Список документирован гербарными образцами, хранящимися в ИВЭП ДВО РАН (г. Хабаровск). Дубликаты переданы в Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова (LE).

При цитировании образцов приводятся фамилии коллекторов, участвовавших в сборах помимо автора.

Aleuritopteris argentea (S. F. Gmel.) Fée. Уязвимый реликтовый вид, произрастающий в трещинах сухих скал, по каменистым склонам, на россыпях, преимущественно известняковых. Характеризуется дизъюнктивным ареалом, охватывающим Восточную Сибирь, южную часть Дальнего Востока, Юго-Восточную Азию. В Хабаровском крае отмечен на западном и южном склонах хр. Большой Хехцир, в среднем течении р. Хор, в приустьевой части р. Чукен, на правобережье р. Амур у с. Пивань, в бассейне р. Бурея (Цвелёв, 1991; Мельникова, 1999). Обнаружен на выходах основных пород в бассейне р. Хор, в приустьевой части р. Сагды-Селанка (правый приток р. Кафэ), близ пещеры «Прощальной», 12 IX 2002, Т. Н. Толмачева, А. В. Ермошкин.

A. kuhnii (Milde) Ching. Японо-китайский вид, достигающий в своем распространении южной части российского Дальнего Востока. С территории Хабаровского края известен из 2 пунктов: бассейны рек Бурея и Кафэ (Цвелёв, 1991б). Выявлен в среднем течении р. Хор, скальные обнажения в 7 км выше по течению от пос. Гвасюги, 19 VII 1996, С. Д. Шлотгауэр, Т. Г. Сапожникова.

Calypso bulbosa (L.) Oakes. Циркумполярный бореальный вид. В Хабаровском крае представлен небольшими по численности ценопопуляциями, приуроченными к пихтово-еловым, еловым, лиственнично-еловым и реже лиственничным лесам (Харкевич, Качура, 1981; Шлотгауэр и др., 2001). Находки в бассейне р. Хор дополняют известные местонахождения этого вида в южной части Хабаровского края, устраняя имеющийся разрыв между южными и северными ценопопуляциями на хр. Сихотэ-Алинь: бассейн р. Хор, долина р. Ко, пихтово-еловый лес на высоте 950 м над ур. м., 6 VII 2002, С. Д. Шлотгауэр.

Carex quadriflora (Kük.) Ohwi. Японо-китайский вид. Ранее был известен с южной части территории Сихотэ-Алиньского хребта, где отмечался в лиственных, хвойно-широколиственных и хвойных лесах (Кожевников, 1988). Для территории Северного Сихотэ-Алиня приводится впервые: бассейн р. Хор, долина р. Светлой (левый приток р. Матай), хвойно-широколиственный лес близ автомобильной трассы Князе-Волконское — Долми, 6 VI 2002, С. Д. Шлотгауэр.

Coniogramme intermedia Hieron. Реликтовый юго-восточноазиатский вид, обитатель влажных и сырых кедрово-широколиственных, хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. В северной части ареала достигает бассейна р. Пихцы (Цвелёв, 1991). Ревизия известных местообитаний на Северном Сихотэ-Алине подтвердила произрастание реликтового папоротника в бассейне р. Хор, в верховьях рек Дурмин, Немпту, Мухен, Пихца. Дополнительно приводится еще для нескольких пунктов: водораздел рек Анюй-Гур, юго-восточный склон в верховьях р. Болэ (правый приток р. Манома), кедрово-широколиственный лес в распадке, 19 VI 2002; бассейн р. Мухен, верховья р. Нельта (правый приток р. Мухен), юго-восточный склон горы Тигровый Дом, хвойно-широколиственный лес в распадке, 17 VII 2002, Л. А. Антонова; бассейн р. Хор, приустьевая часть р. Сагды-Селанка (правый приток р. Кафэ), правый берег, хвойно-широколиственный лес на юго-восточном склоне, 12 IX 2002. Выявленное местонахождение в верховьях р. Болэ в бассейне р. Анюй удалено от известных ранее более чем на 100 км и является наиболее северным, дополняющим современные представления об ареале реликтового вида папоротника на Сихотэ-Алине.

Cryptogramma stelleri (S. G. Gmel.) Prantl. Вид распространен в умеренных широтах Азии и Северной Америки. В Хабаровском крае отдельные местообитания, изолированные друг от друга, известны в бассейнах рек Уда, Мая, на побережье Охотского моря, где *C. stelleri* встречается на влажных скалах, осыпях, преимущественно на обнажениях основных пород (Цвелёв, 1991). Нами отмечен в бассейне р. Хор, в приустьевой части р. Сагды-Селанка (правый приток р. Кафэ), близ пещеры «Прощальной», на выходах известняков, 12 VII 2002.

Dennstaedtia wilfordii (Moore) Christ. Японо-китайский вид, находящийся в Хабаровском крае на северном пределе распространения. Был известен из нескольких пунктов на территории края: в Большехехцирском заповеднике, в среднем течении р. Хор, на влажных скалах и каменистых руслах ручьев, преимущественно на известняках (Харкевич, Качура, 1981; Цвелёв, 1991). Дополнительно к имеющимся приводим новые местонахождения: бассейн рек Хор и Кафэ, скальные обнажения на правом берегу в нижнем течении реки, 19 VII 1996, С. Д. Шлотгауэр, Т. Г. Сапожникова; там же, долина р. Катен, каменистые обнажения на правом берегу близ устья р. Ахбио, 5 VI 2002, С. Д. Шлотгауэр; там же, приустьевая часть бассейна р. Сагды-Селанка, правый берег, хвойно-широколиственный лес на склоне южной экспозиции, 12 IX 2002, Т. Н. Толмачева, А. В. Ермошкин.

Ephippianthus sachalinensis Reichenb. Японо-китайский вид, находящийся в бассейне Нижнего Амура на северо-западном пределе распространения (Харкевич, Качура, 1981). Обитает в ненарушенных пихтово-еловых, еловых лесах, отмечается в каменноберезняках, преимущественно на влажных участках по ручьям, отличаясь высокой требовательностью к эдафическим условиям, а также условиям увлажнения и освещения. На Северном Сихотэ-Алине было обнаружено 2 новых местонахождения *E. sachalinensis*: бассейн р. Хор, водораздел рек Хор-Немпту, хвойный лес на склоне южной экспозиции, 11 VII 1996, С. Д. Шлотгауэр, Т. Г. Сапожникова; государственный природный заповедник «Ботчинский», бассейн р. Мульпа, пихтово-еловый лес в пойме ручья Теплого, 18 VIII 2001, Т. Н. Толмачева.

Epipogium aphyllum Sw. Реликтовый вид, имеющий евразиатский дизъюнктивный ареал. В Хабаровском крае известен на Северном Сихотэ-Алине, где отмечался в тенистых, сыроватых, чаще хвойных или смешанных лесах в окрестностях пос. Софийское и в бассейне р. Тумнин (Крамная, Антонова, 2001). Обнаружена еще одна ценопопуляция в бассейне р. Ботчи на территории государственного природного заповедника «Ботчинский»: бассейн р. Мульпа, верхнее течение, пихтово-еловый лес в долине безымянного ключа на правобережье реки, 18 VIII 2001, Т. Н. Толмачева; приустьевая часть р. Комаров Ключ (правый приток р. Мульпа), ельник в распадке горы Барачной, 23 VIII 2001, Т. Н. Толмачева.

Eriocaulon schischkinii Tzvel. Эндемичный сихотэ-алинский вид, описанный из бассейна р. Ботчи. Известен из немногих пунктов на территории региона: на моховых болотах и по берегам водоемов в бассейнах р. Ботчи и оз. Удыль на левобережье р. Амур (Цвелёв, 1985). Отмечен в государственном природном заповеднике «Ботчинский» в пойме р. Мульпа, на моховом болоте в 2 км к северо-востоку от устья р. Комаров Ключ, 29 VIII 2001.

Ilex rugosa Fr. Schmidt. Уязвимый реликтовый вид, произрастающий преимущественно в Японии, на о-ве Сахалин и Курильских островах. На континентальной части Дальнего Востока известен из нескольких пунктов в бассейнах рек Хор, Бикин (Харкевич, Качура, 1981). К данным о распространении *I. rugosa* на северо-западной границе ареала в бассейне р. Хор следует добавить новые местонахождения: правый берег р. Хор, юго-восточный склон горы 768 м в 2 км выше устья р. Чукен, хвойно-широколиственный лес, 17 VII 1996, С. Д. Шлотгауэр, Т. Г. Сапожникова; водораздел рек Ко-Ахбио, восточный склон горы 850.3 м, пихтово-еловый лес, 4 VI 2002, С. Д. Шлотгауэр; водораздел рек Кафэ-Ко, юго-восточный склон отрога горы Недоступной, в долине ключа Стланниковый, пихтово-еловый лес, 11 VII 2002, С. Д. Шлотгауэр; бассейн р. Кафэ, верховья р. Сагды-Селанка, приводораздельная поверхность рек Чукен-Кафэ, ельник папоротниковый, 12 VII 2002, С. Д. Шлотгауэр, Т. Н. Толмачева.

Lunathyrium pterorachis (Christ) Kurata. Дальневосточный субокеанический вид, произрастающий в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, часто по берегам рек и ручьев, близ морского побережья на юге Приморского края, на о-ве Сахалин и Курильских островах, на юге Камчатского полуострова (Цвелёв, 1991). Для территории Северного Сихотэ-Алиня приводится впервые: бассейн р. Гур, истоки р. Чермал, пологий склон с-в-в экспозиции, широколиственный лес, 19 VI 2002, С. Д. Шлотгауэр; бассейн р. Мухен, верховья р. Нельта (правый приток р. Мухен), юго-восточный склон горы Тигровый Дом, хвойно-широколиственный лес в распадке, 31 VII 2002, С. Д. Шлотгауэр, Т. Н. Толмачева.

Neottia asiatica Ohwi. Дальневосточный вид, представитель бореальных хвойных и хвойно-широколиственных лесов. На Северном Сихотэ-Алине был отмечен в бассейне р. Тумнин и в Большехехцирском государственном природном заповеднике (Шлотгауэр и др., 2001). Дополнительно к известным приводим новые пункты нахождения вида: бассейн р. Хор, среднее течение р. Катен, пойменный лес в приустьевой части р. Ахбио, 5 VI 2002, С. Д. Шлотгауэр; там же, долина р. Ко, пойменный лес в междуречье Безымянный-Порожистый, 6 VII 2002, С. Д. Шлотгауэр; бассейн р. Бикин (среднее течение), в 97 км выше по течению от пос. Красный Яр, юго-восточный склон горы Ниоло, хвойно-широколиственный лес, 6 IX 2002.

Phyllitis japonica Kom. Реликтовый японо-китайский вид, находящийся в бассейне р. Анюй на северном пределе распространения. На территории Северного Сихотэ-Алиня встречается редко и небольшими по численности ценопопуляциями, предпочитая влажные тенистые кедрово-широколиственные, широколиственные леса, близ выходов основных пород (Мельникова, Баталов, 1999; Шлотгауэр, 2000). Собран в бассейне р. Хор: приустьевая часть р. Сагды-Селанка, правый берег, хвойно-широколиственный лес близ пещеры «Прощальной», 12 IX 2002, Т. Н. Толмачева; среднее течение р. Сагды-Селанка, правый берег, тенистый распадок на склоне южной экспозиции, кедрово-широколиственный лес, 13 IX 2002, Т. Н. Толмачева, А. В. Ермошкин. Новые пункты свидетельствуют о более широком распространении вида в бассейне этой реки.

Pleopeltis kolesnikovii Tzvel. Реликтовый вид, имеющий ограниченное распространение в южной части российского Дальнего Востока. Представлен 2 изолированными ценопопуляциями на побережье Японского моря на Южном Сихотэ-Алине и в бассейне р. Хор в северной части Сихотэ-Алиня. Места обитания приурочены к каменистым обнажениям, скалам-останцам (Цвелёв, 1991). Отмеченный новый, более северный пункт произрастания *P. kolesnikovii* на Сихотэ-Алине существенно дополняет сведения об ареале этого папоротника: бассейн р. Мухен, верховья р. Нельта, карнизы останцов на горе Тигровый Дом, 17 VII 2002, Л. А. Антонова.

Polystichum craspedosorum (Maxim.) Diels. Японо-китайский вид, достигающий по бассейну р. Амур юго-восточных пределов Восточной Сибири и южных районов российского Дальнего Востока. На Северном Сихотэ-Алине известен из нескольких пунктов в бассейне р. Хор, где встречается на скальных выходах, сложенных карбонатными породами (Цвелёв, 1991; Шлотгауэр, 2000). Дополнительно отмечен в бассейне р. Хор, в приустьевой части р. Сагды-Селанка (правый приток р. Кафэ), правый берег, выходы основных пород близ пещеры «Прощальной», 12 VII 2002, С. Д. Шлотгауэр, Т. Н. Толмачева.

Taxus cuspidata Siebold et Zucc. ex Endl. Японо-китайский реликтовый вид, северный предел распространения которого почти совпадает с границами Северного Сихотэ-Алиня (Сапожникова, 1994). Произрастает под пологом хвойно-широколиственных, кедрово-широколиственных, широколиственных, пихтово-еловых лесов, где принимает форму как дерева, так и кустарника. В пределах Северного Сихотэ-Алиня нами дополнительно отмечен в ряде пунктов: бассейн р. Хор, юго-восточный склон горы 768 м, в 2 км выше устья р. Чукен, хвойно-широколиственный лес, входит во II ярус древостоя, 18 VII 1996, С. Д. Шлотгауэр, Т. Г. Сапожникова; там же, долина р. Ко, южный склон горы Недоступная, междуречья Стланниковый-Обвальный, пихтово-еловый лес, образует кустарниковую форму, 11 VII 2002, С. Д. Шлотгауэр; бассейн р. Мухен, водораздел рек Нельта-Пилями (правые притоки р. Мухен), гора Тигровый Дом, хвойно-широколиственный лес на водоразделе, образует кустарниковую форму, 17 VII 2002, Л. А. Антонова; бассейн рек Хор, Сагды-Селанка (правый приток р. Кафэ), хвойно-широколиственный лес на правобережье, в приустьевой части реки, 12 IX 2002, А. В. Ермошкин; бассейн р. Бикин (среднее течение), в 97 км выше по течению от пос. Красный Яр, юго-восточный склон горы Ниоло, хвойно-широколиственный лес, образует кустарниковую форму, 6 IX 2002.

Благодарности

Автор выражает благодарность сотрудникам ИВЭП ДВО РАН, оказавшим помощь в проведении экспедиционных работ А. Л. Антонову, В. В. Шамову и В. П. Шестеркину.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кожевников А. Е. Carex quadriflora (Kük.) Ohwi // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 272.

Крамная С. В., Антонова Л. А. Надбородник безлистный — *Epipogium aphyllum* (E. W. Schmidt) Sw. // Красная книга Хабаровского края. Хабаровск, 1999. С. 100—101.

Мельникова А. Б. Алевритоптерис серебристый — *Aleuritoptetis argentea* (S. F. Gmel.) Fée // Там же. С. 184—185.

Мельникова А. Б., Баталов А. С. Листовник японский — *Phyllitis japonica* Kom. // Там же. С. 171—172.

Сапожникова Т. Г. Редкие сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток, 1997. 201 с.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 231 с.

Цвелёв Н. Н. Три новых вида рода *Eriocaulon* (*Eriocaulaceae*) с Дальнего Востока // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 390—394.

Цвелёв Н. Н. Отдел папоротниковидные — *Pteridophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1991. Т. 5. С. 9—94.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Шлотгауэр С. Д. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Хабаровского края // Бюл. Главн. бот. сада. 2000. С. 33—37.

Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В., Антонова Л. А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток—Хабаровск, 2001. 195 с.

SUMMARY

Information is given on records in the Northern Sikhote-Alin of some new, rare and endangered plant species included in the Red Data Book of Khabarovsk Territory, data on their distribution.

УДК 581.9(571.65) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 9

© О. А. Мочалова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ КОЛЫМЫ (МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

O. A. MOCHALOVA. FLORISTIC FINDINGS IN THE BASIN OF THE KOLYMA RIVER MIDDLE REACHES (MAGADAN REGION)

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
685000 Магадан, ул. Портовая, 18
E-mail: mochalova@ibpn.kolyma.ru

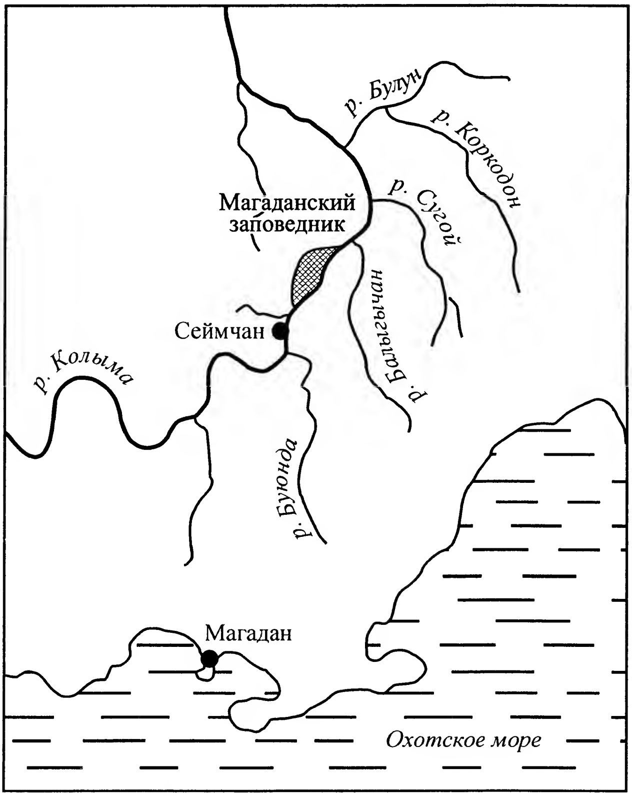
Поступила 31.01.2002
Окончательный вариант получен 15.12.2002

Приведены данные о распространении 32 видов сосудистых растений, редких в Среднеканском и Омсукчанском районах Магаданской обл. на реках Буюнда, Сугой, Коркодон и в долине р. Колымы ниже пос. Сеймчан. Сообщается о находках *Goodyera repens* и *Hammarbya paludosa* — новых видов для флоры Магаданской обл. Впервые для флоры Колымского континентального флористического района приведено 10 видов.

Ключевые слова: флористические находки, сосудистые растения, р. Колыма, Магаданская обл.

Флора верхнего и среднего течения р. Колымы до настоящего времени изучена недостаточно полно, еще более отрывочны сведения о флоре ее крупных притоков. Флористические списки и (или) краткие описания растительности отдельных участков на р. Колыме от р. Буюнды до пос. Ороек (границы Магаданской обл. и Якутии) имеются в ряде работ (Стариков, 1958; Хохряков, 1976, 1979, 1981, 1985, 1989; Беркутенко, 1987; Беркутенко, Маленина, 1990; Беркутенко и др., 1990; Беликович и др., 1992).

Материалом для данной статьи послужили сборы растений в Магаданской обл. на р. Буюнде и в окрестностях пос. Сеймчан в 1996 г., на р. Сугой в 2001 г., в долине



Карта-схема района исследований.

р. Колымы между реками Суксучан и Балыгычан, преимущественно на территории Сеймчанского лесничества Магаданского заповедника в 2001 и 2002 гг., в нижнем течении р. Коркодон, в окрестностях пос. Балыгычан в 2002 г. Основное внимание было уделено долинно-лесной, водной и прибрежно-водной флоре (см. рисунок).

Новые сведения о редких видах снабжены комментариями относительно их распространения в Магаданской обл. При этом использовано районирование, принятое в сводке по флоре Дальнего Востока (Сосудистые..., 1985), где рассматриваемая территория относится к 2 флористическим районам: Охотскому (его северная и частично центральная части), включающему северное побережье Охотского моря в пределах Магаданской обл. — далее Охотия; и Колымскому, в который входит бассейн верхнего и частично среднего течения р. Колымы (в пределах Магаданской обл.) — далее Колыма. Граница между районами проходит по водоразделу рек Охотского бассейна и бассейна р. Колымы. Для ряда видов распространение указывается в соответствии с районированием, принятым во «Флоре Магаданской области», где рассматриваемая территория относится к 2 флористическим районам: Охотско-Омолонскому водораздельному району — Колымский макросклон Охотско-Колымского водораздела южнее среднего течения ее крупных правых притоков и Колымскому континентальному району — бассейн р. Колымы севернее среднего течения ее правых притоков до р. Коркодон на востоке (Хохряков, 1985).

Если в тексте специально не оговорено, то растения собраны в Среднеканском р-не Магаданской обл., сборы и определения растений сделаны автором. Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Сборы хранятся в Гербарии Института биологических проблем Севера ДВО РАН (MAG). Виды, новые для флоры районов, отмечены звездочкой, а виды, включенные в список редких растений Магаданской обл. (Беркутенко, 1987), — знаком «#».

Координаты наиболее часто упоминаемых пунктов сбора гербария: Намаканские озера, 63°45′ с. ш., 153°38′ в. д.; ручей Темный, 63°51′ с. ш., 153°28′ в. д.; ручей Толокончан, 63°40′ с. ш., 153°10′ в. д.; пос. Балыгычан, 63°54′ с. ш., 154°06′ в. д.; устье р. Сугой, 64°13′ с. ш., 154°30′ в. д.; устье р. Коркодон (ГМС Коркодон), 64°46′ с. ш., 154°00′ в. д.; пос. Верхняя Буюнда, 62°26′ с. ш., 153°23′ в. д.

#**Botrychium lunaria* (L.) Sw. — редко, спорадически встречается в Охотии и на Колыме. Впервые собран в Охотско-Омолонском флористическом районе: Омсукчанский р-н, среднее течение р. Сугой около р. Джакапчан.

**Lycopodium juniperoideum* Sw. — обычный в Охотии вид, впервые собран на Колыме в 8 км ниже р. Малый Суксукан (в 140 км ниже пос. Сеймчан). Самое северное местонахождение в Магаданской обл.

Sparganium gramineum Georgi — редкий на Колыме вид, известный прежде только из окрестностей пос. Верхний Сеймчан. Собран в Намаканских озерах (р. Колыма в 160 км ниже пос. Сеймчан) и в окрестностях пос. Сеймчан.

#*S. emersum* Rehm. — редкий в Охотии и на Колыме (3 местонахождения) вид. Отмечен на р. Буюнда между р. Эльген и ручьем Базисным и на р. Коркодон в 40 км выше устья р. Булун.

Potamogeton compressus L. — приводился А. П. Хохряковым (1985) для устья р. Коркодон как *P. zosterifolius* Schum., однако сборы этого вида в MAG и MW не найдены. Собран по р. Колыме в 130 км ниже пос. Сеймчан на озере среди осоково-пушицевого кочкарника около р. Толокончан. Также подтверждено указание для устья р. Коркодон: Карасевое и другие небольшие озера в окрестностях ГМС Коркодон.

P. gramineus L. — редкий вид, известный из 4 пунктов в Охотии и из 6 — на Колыме. Произрастает в Намаканских озерах, около устья р. Балыгычан, на р. Коркодон около устья р. Булун и в окрестностях пос. Сеймчан.

#*P. natans* L. — на Колыме в пределах Сеймчано-Буюндинской впадины собирался в 6 пунктах, на остальной территории очень редок. Отмечен в Намаканских озерах, озере около ручья Темный (р. Колыма в 150 км ниже пос. Сеймчан) и около устья рек Балыгычан и Коркодон.

**P. richardsonii* (A. Benn.) Rydb. — известен из 2 местонахождений в Охотии. Собирался в Намаканских озерах и на р. Толокончан, нередок по озерам на р. Коркодон в нижнем течении.

P. sibiricus A. Benn. — ранее собирался на Колыме в окрестностях пос. Ороек, ГМС Коркодон и пос. Верхний Сеймчан. Собран также на Большом Намаканском оз.

#*Sagittaria natans* Pall. — редкий в Охотии (3 местонахождения) и на Колыме (1 местонахождение в окрестностях пос. Сеймчан) вид. Найден на р. Колыме в Намаканских озерах, в озере около р. Толокончан; на р. Буюнде около устья р. Эльген (август 1997, сборы А. В. Кондратьева) и на р. Коркодон около устья р. Булун, в окрестностях ГМС Коркодон.

**Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. — редкий в Охотии и обычный на Колыме вид. Впервые собран в Охотско-Омолонском флористическом районе: среднее течение р. Сугой между ручьями Дружок и Красавец и около ручья Волна.

#**Calla palustris* L. — известен из 3 пунктов в Охотии. Впервые собран на Колыме в Большом Намаканском оз. и на р. Коркодон в 90 км от устья. Самое северное местонахождение в Магаданской обл.

#*Lemna turionifera* Landolt — приводился Хохряковым (1985) как *L. minor* L. для Колымы: окрестности пос. Балыгычан. Найден на озере по ручью Темный, в Намаканских озерах, около устья р. Коркодон. В окрестностях пос. Балыгычан вид нередок.

**L. trisulca* L. — ранее собирался только в среднем течении р. Омолон. Впервые на Колыме найден в Намаканских озерах, также встречается около устья р. Коркодон. В окрестностях пос. Балыгычан (междуречье рек Балыгычан и Бургала) вид нередок.

**Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt — обычный в Охотии (на побережье и на Охотско-Колымском водоразделе) вид. Впервые отмечен на Колыме, где изредка встречается в долине р. Буюнды между пос. Верхняя Буюнда и ручьем Муссонный.

**Goodyera repens* (L.) R. Br. — впервые нами собран в Магаданской обл. на правом берегу р. Колымы в 110 км ниже пос. Сеймчан около ручья Шилохвость (63°34′ с. ш., 153°07′ в. д., грушанково-кустарничковый лиственничник в старой пойме, 15 IX 2001) (опр. А. Н. Беркутенко). Из-за снежного покрова в 2001 г. удалось обнаружить только 2 экземпляра. В 2002 г. нами уточнено распространение *G. repens* около ручья Шилохвость. Вид нередок на узкой полосе протяженностью более 1 км, где он произрастает в старопойменных бруснично-кустарничковом и грушанково-кустарничковом лиственничниках. Кроме того, были находки в устье р. Коркодон (29 VII 2002) в сухом кустарничковом лиственничнике в нижней части склона около оз. Карасевого (на участке около 500 м^2 обнаружены единичные растения). Отметим, что вид *G. repens* нередок в еловых лесах центральной Камчатки и Якутии.

**Corallorrhiza trifida* Chatel. — повсеместно редкий вид, не отмечавшийся на Охотско-Колымском водоразделе. Собран в среднем течении р. Буюнды около устья р. Герба (Хасынский р-н).

**Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze — циркумполярный вид, на Дальнем Востоке распространен на Камчатке, Курилах и в Приморье. Впервые в Магаданской обл. собран 2 VIII 2002 на осоково-сфагновой сплавине небольшого озера по правому берегу р. Колымы в 8 км ниже р. Малый Суксукан (63°43′ с. ш., 153°22′ в. д.). Растение очень редкое, произрастает только на небольшом участке обширного осоково-сфагнового болота на шлейфе склона. Данное местонахождение является самым северным из известных на Дальнем Востоке. Ближайшее местонахождение — на Камчатке, Олюторский р-н, бухта Гека (VLA).

#*Cypripedium guttatum* Sw. — редкий на Колыме вид, спорадически встречается по сухим склонам в лиственничниках в низовьях р. Коркодон (ниже от р. Пунгали) и по р. Колыме между реками Коркодон и Столбовая.

#*Nymphaea tetragona* Georgi — вид, спорадически встречающийся в Охотии и на Колыме (5 местонахождений). Собирался по долинным и тундровым озерам на р. Колыме около устьев рек Сугой, Балыгычан, на р. Толокончан, ручье Темный, в Намаканских озерах. В долине р. Колымы от р. Малый Суксучан до р. Балыгычан вид нередок.

#*Nuphar pumila* (Timm) DC. — известно 2 местонахождения в Охотии и 4 — на Колыме. Найден в Намаканских озерах, на озере около ручья Темный и в окрестностях пос. Балыгычан.

#**Claytoniella vassilievii* (Kuzen.) Jurtz. — редкий вид, известный с Охотско-Колымского водораздела (Ольское плато). Собран в Охотско-Омолонском флористическом районе: Омсукчанский р-н, р. Сугой в 35 км ниже пос. Омсукчан.

Fimbripetalum radians (L.) Ikonn. — обычный в Охотии и редкий на Колыме вид, произрастающий в долине р. Колымы ниже р. Коркодон. Спорадически встречается в долине р. Буюнды от пос. Верхняя Буюнда до р. Эльген и на р. Коркодон в 140 км до устья р. Булун.

**Myriophyllum sibricum* Kom. — известен ранее из среднего течения р. Омолон. Собран на Колыме в Большом Намаканском оз.

#**Oxycoccus palustris* Pers. — впервые собран на Колыме около ручья Темный и р. Малый Суксучан, около Намаканских озер. Самое северное местонахождение в Магаданской обл. вида, не редкого в Охотии.

#**Drosera anglica* Huds. — впервые найден на Колыме около Намаканских озер и в 8 км севернее р. Малый Суксукан. Самое северное местонахождение в Магаданской обл. вида, спорадически встречающегося в Охотии.

D. rotundifolia L. — обычный в Охотии вид, известный на Колыме только из района пос. Усть-Среднекан. Собирался около ручья Темный и р. Малый Суксучан, около Намаканских озер.

#*Gentiana triflora* Pall. — обычный в Охотии и редкий на Колыме (3 местонахождения) вид. Отмечен на р. Буюнда около р. Эльген и ручья Охотник, нередок в окрестностях пос. Балыгычан, ГМС Коркодон и на территории Сеймчанского лесничества Магаданского заповедника.

Impatiens noli-tangere L. — вид, обычный в Охотии; на Колыме был известен только с р. Балыгычан. Спорадически встречается по пойменным лесам в нижнем и среднем течении р. Сугой ниже р. Марат, на р. Коркодон от 140 км до устья и на р. Буюнда в окрестностях пос. Верхняя Буюнда.

#*Scutellaria ikonnikovii* Juz. — редкий вид, приводившийся Хохряковым (1985) как *Scutellaria regeliana* Nakai для Охотии и Колымы. Из *S.* agg. *regeliana* в Охотии (на р. Кава) распространен *S. ochotensis* Probat. (Пробатова, Крестовская, 1995). На Колыме из окрестностей пос. Сеймчан имеются сборы *S. ikonnikovii*, этот же вид собирался на осоково-моховых болотах около ручья Темный и около устья р. Коркодон.

Utricularia macrorhiza Le Conte — ранее был известен из 4 пунктов в Охотии и из 2 — на Колыме. Собран в старицах р. Колымы около ручья Шилохвость и в низовьях р. Буюнда около ручья Муссонного.

Galium davuricum Turcz. ex Ledeb. — приводился как вид, обычный в долине р. Колымы ниже р. Балыгычан и на р. Омолон. Нередок по долинным лесам в нижнем и среднем течении рек Коркодон, Сугой (ниже р. Марат), а по долине Колымы поднимается до ручья Болотный (150 км ниже Сеймчана).

Благодарности

Выражаю благодарность инспекторам и старшему лесничему А. М. Слепцову Сеймчанского лесничества Магаданского заповедника, начальнику ГМС Коркодон А. И. Менделю, сотруднику ГМС Балыгычан М. И. Амосову и кандидату биологических наук Е. А. Дубинину за помощь в проведении полевых работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беликович А. В., Буч Т. Г., Харкевич С. С. Флора и растительность Сеймчанского лесничества Магаданского заповедника // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 55—69.

Беркутенко А. Н. Редкие растения Магаданской области. Препринт. Магадан, 1987. 74 с.

Беркутенко А. Н., Маленина М. О. Флора ботанического памятника — горы Замковой (среднее течение Колымы) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1737—1741.

Беркутенко А. Н., Полежаев А. Н., Маленина М. О. Флора и растительность заповедника «Магаданский». Препринт. Вып. 2. Среднеканский участок. Магадан, 1990. 66 с.

Пробатова Н. С., Крестовская Т. В. Сем. *Lamiaceae* — Яснотковые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 7. СПб., 1995. С. 294—370.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. 398 с.

Стариков Г. Ф. Леса Магаданской области. Магадан, 1958. 222 с.

Хохряков А. П. Реликтовые элементы флоры Колымского нагорья и прилегающей части Охотии в пределах Магаданской области // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1564—1578.

Хохряков А. П. Убежища мезофильных реликтовых элементов флоры на севере Охотского побережья и в бассейне верхнего течения Колымы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 84—97.

Хохряков А. П. К флоре среднего течения Колымы (на отрезке между устьями Сугоя и Поповки) // Биология и экология растений бассейна Колымы. Владивосток, 1981. С. 81—85.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 395 с.

Хохряков А. П. Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 152 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

SUMMARY

The new localities of 32 rare species in the basin of the Kolyma River middle reaches (Srednekan and Omsukchan districts of Magadan Region) are reported. *Goodyera repens* (L.) R. Br. and *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze are new records for the flora of Magadan Region. 10 species of the vascular plants are new records for the Kolyma continental floristic region.

УДК 581.9(571.6)

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 9

© **В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман**

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАССЕЙНЕ РЕКИ АМУР

V. M. STARCHENKO, G. F. DARMAN. FLORISTIC FINDINGS IN THE AMUR RIVER BASIN

Ботанический сад АмурНЦ ДВО РАН
675000 Амурская обл., Благовещенск, пер. Рёлочный, 1
Поступила 09.01.2003

Приведены данные о находках 23 таксонов редких высших сосудистых растений; 7 видов впервые отмечены для Амурской обл., 13 — для Нижне-Зейского флористического района, 2 — для Верхне-Зейского флористического района.

Ключевые слова: сосудистые растения, Амурская обл., Нижне-Зейский флористический район, Верхне-Зейский флористический район.

Приведенные в статье сведения о находках 23 редких для Амурской обл. растений были получены авторами во время полевых сезонов 2000—2002 гг. в бассейне верхнего (устье р. Амурзет—устье р. Зеи) и среднего (в пределах Зейско-Буреинской равнины) течения р. Амур. При подготовке статьи использованы материалы Гербария г. Владивостока (VLA), частично — Гербариев Новосибирска (NS), Москвы (MHA) и С.-Петербурга (LE). Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Виды расположены в целом по системе Энглера, в пределах семейств — по алфавиту. Названия флористических районов приведены по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1996 гг.). При цитировании этикеток указываются только фамилии коллекторов, не являющихся авторами настоящей статьи. Звездочкой отмечены виды, занесенные в Красные книги различного ранга. Гербарные образцы найденных растений хранятся в Ботаническом саду Амурского научного центра ДВО РАН (г. Благовещенск), дубликаты пересланы в Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова (LE) РАН и в значительной степени — в региональный Гербарий (VLA).

Dryopteris goeringiana (G. Kunze) Koidz. — Амурская обл., Шимановский р-н, Кумарский утес на левом берегу р. Амур выше устья р. Береи, юго-юго-западный склон в нижней трети, 8 VIII 2001.

Преимущественно восточно-азиатский вид, приуроченный к лиственным и смешанным лесам.

Указывается для Уссурийского флористического района (Сосудистые..., 1991). Впервые приводится для Амурской обл. и Нижне-Зейского флористического района.

Potamogeton crispus L. — Амурская обл., Константиновский р-н, Ключевское водохранилище, в воде, 28 VI 2002; 6 IX 2002.

Вид с очень широким ареалом, но на российском Дальнем Востоке отмечен только в Северо-Сахалинском и Уссурийском флористических районах (Сосудистые..., 1987). А. Н. Тильба (1961) приводит этот вид для оз. Семидомского в Константиновском р-не Амурской обл., т. е. для Южного Амура. По-видимому, сборы в LE, МНА, VLA не сохранились, так как Н. Н. Цвелёв не отмечает вид для Нижне-Зейского флористического района (Сосудистые..., 1987). Просмотр гербарных сборов (LE, МНА, VLA) подтверждает наличие этого вида только в Приморском крае. Нами растение дважды собрано в Ключевском водохранилище, расположенном в ~25 км восточнее оз. Семидомского. Эта находка подтверждает наличие вида на территории Нижне-Зейского флористического р-на в пределах Амурской обл. (Зейско-Буреинская равнина).

Potamogeton richardsonii (A. Benn.) Rydb. — Амурская обл., Благовещенский р-н, оз. Прядчинское, в воде, 28 VIII 2002; Благовещенский р-н, окрестности с. Сергеевки, мелкие старичные озера, в воде, 8 VIII 2002; Благовещенский р-н, окрестности с. Марково, оз. Хомутина, 8 VIII 2002; Благовещенский р-н, урочище Мухинка, оз. Соминое в пойме р. Зеи, 21 VIII 2002.

Азиатско-американский вид, указываемый для многих районов российского Дальнего Востока (Сосудистые..., 1987). Наиболее близкие местонахождения отмечены в Хабаровском крае в пределах Буреийского флористического района (Крюкова, 1999). Нами впервые приводится для Амурской обл. и Нижне-Зейского флористического района.

Butomus umbellatus L. — Амурская обл., Константиновский р-н, берега Ключевского водохранилища, 25 VI 2002; Константиновский р-н, окрестности с. Войково, 10—15 VII 2002, Е. Маликова; Благовещенский р-н, окрестности с. Игнатьево, зарастающая старица в пойме р. Амур, 27 VI 2002.

Евразиатский вид с дизъюнктивным ареалом. Указывается для Уссурийского, Нижне-Зейского (юго-восток) и Даурского флористических районов (Сосудистые..., 1987). В VLA имеются сборы растения только с территории Приморского края. Нами собран на территории Зейско-Буреинской равнины и западнее в пойме р. Амур выше устья р. Зеи. Это указывает на более широкое распространение вида в Нижне-Зейском флористическом районе.

**Caldesia reniformis* (D. Don) Makino (*C. parnassifolia* s. l.) — Амурская обл., Благовещенский р-н, окрестности г. Благовещенска, старичное озеро в пойме р. Зеи, в воде, 7 VIII 2002.

Занесена в «Красную книгу Российской Федерации» (1988) и «Красную книгу Хабаровского края» (1999) под названием *C. parnassifolia*, в Красную книгу Амурской области (Старченко и др., 1995) и Красную книгу Приморского края (Перечень..., 2002) под названием *C. reniformis*, везде со статусом 1 (Cr). Имеет достаточно обширный, но крайне дизъюнктивный ареал, что указывает на реликтовость вида и очень высокую чувствительность к изменениям среды обитания.

Это растение нами собрано впервые на территории Амурской обл. Визуально популяция насчитывала более 20 экземпляров, находящихся в состоянии цветения. Необходимо отметить, что в этом же водоеме найдена *Brasenia schreberi* J. E. Gmel.

В окрестностях г. Благовещенска данный водоем является единственным местом произрастания этого вида, за популяцией которого несколько лет ведется постоянный мониторинг.

**Agropyron cristatum* (L.) Beauv. — Амурская обл., Свободненский р-н, окрестности с. Петропавловки, сухой открытый каменистый западный склон, 10 VIII 2001.

Собран в типичном остепненном ценозе. Н. С. Пробатова считает, что этот вид как аборигенный представлен только на западе Амурской обл. в Даурском флористическом районе (Сосудистые..., 1985). Наша находка показывает, что *A. cristatum* встречается в естественных местообитаниях также в Нижне-Зейском флористическом районе.

**Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng. — Амурская обл., Шимановский р-н, Нижнекумарский утес, по левому берегу р. Амур выше устья р. Береи, южный, хорошо инсолируемый каменистый склон, 9 VIII 2001.

Редкий степной вид, занесенный в Красную книгу Амурской обл. Известен из Даурского (Амурская обл.) и Уссурийского (Приморский край) флористических районов (Сосудистые..., 1985). Нами найден в Нижне-Зейском флористическом районе в составе типичных остепненных ценозов открытых каменистых южных и юго-западных склонов.

**Neomolinia mandshurica* (Maxim.) Honda — Амурская обл., Шимановский р-н, Кумарский утес, на левом берегу р. Амур выше устья р. Береи, юго-юго-западный склон в нижней трети, 8 VIII 2001.

Восточноазиатский неморальный вид, редко встречающийся на территории Амурской обл. Занесен в Красную книгу Амурской области (Старченко и др., 1995). Пробатова указывает вид для Бурейского и Уссурийского флористических районов (Сосудистые..., 1985). Ранее сообщалось (Старченко, 1995) о находках этого растения на территории Амурской обл. и высказывалось предположение, что северо-западная граница ареала *N. mandshurica* проходит по р. Бурея. Наша находка значительно отодвигает границу ареала на северо-запад.

Bolboschoenus yagara (Ohwi) A. E. Kozhevnikov — Амурская обл., Благовещенский р-н, окрестности с. Сергеевка, оз. Казачка, подтопленный берег, 27 VII 2002.

Восточноазиатский вид, указанный для Верхне-Зейского флористического района (Сосудистые..., 1988). В Гербарии VLA представлены сборы преимущественно из Приморского и Хабаровского краев. Для территории Амурской обл. имеются сборы С. Д. Шлотгауэр из окрестности с. Березовка на правобережье р. Зеи и несколько сборов А. Е. Кожевникова из Даурского флористического района (район устья р. Ольдой). Нами растение собрано в стадии цветения на очень большом удалении от вышеприведенных пунктов и впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района.

Dichostylis limosa (Maxim.) A. E. Kozhevnikov — Амурская обл., Благовещенский р-н, окрестности с. Сергеевка, береговая отмель у оз. Трупанниково, 8 VIII 2002.

Восточноазиатский вид, впервые достоверно отмеченный для Амурской обл. и Нижне-Зейского флористического района. В Гербарии VLA имеются сборы из Приморского и Хабаровского краев.

Визуально растение напоминает бледноцветковую форму *Cyperus orthostachyus* Franch. et Savat., из-за чего происходит путаница в определении растений этих двух видов. Появление *D. limosa* зависит от климатических особенностей года, в первую очередь от температуры и влажности. Отсутствие сборов с территории Амурской обл., по-видимому, связано с цикличностью его вегетации по годам и неверным определением вида.

**Eleocharis tetraquetra* Nees — Амурская обл., окрестности г. Благовещенска, берег старичного озера в пойме Зеи, 7 VIII 2002; 21 VIII 2002.

Очень редкий, преимущественно южноазиатский вид, найденный на крайнем северном пределе своего ареала. Впервые приводится для Амурской обл. и Нижне-Зейского флористического района. Занесен в Красную книгу Российской Федерации (1988) со статусом 3 (R) и замечанием, что на территории России отмечено всего 2 местонахождения этого вида на юге Приморского края. Позднее предложено (Красная..., 2000) изменить статус вида на 1 (E). В список редких растений Приморского края вид внесен под статусом EN (Перечень..., 2002).

Обнаруженное нами место произрастания значительно удалено от основного ареала и имеет, видимо, реликтовый характер.

Scirpus hotarui Ohwi (*S. juncoides* auct.) — Амурская обл., окрестности г. Благовещенска, старичное озеро в пойме Зеи, береговые заросли, переходящие в сплавину, 7 VIII 2002; 21 VIII 2002.

Восточноазиатский вид, указанный для юга Уссурийского флористического района (Сосудистые..., 1988). Нами впервые приводится для флоры Амурской обл. и Нижне-Зейского флористического района.

В Гербарии VLA имеется только 1 экземпляр растения этого вида, собранный И. Ф. Савченко в Хабаровском крае и определенный как *S. juncoides*. Данный образец по строению колоска и характеру прикрепления плода к нему полностью идентичен нашему. По устному сообщению Савченко, растение собрано им на берегу одного из старичных озер в пойме р. Ин, притока р. Урми. В настоящее время данная территория относится к Еврейской автономной области и Бурейскому флористическому району.

S. triqueter L. — Амурская обл., окрестности г. Райчихинска, оз. Кувшинка, береговые заросли, 21 VIII 2000; Михайловский р-н, Смирновский заказник, 24 VII 2002, И. И. Шаповал, И. Г. Борисова.

Евразиатский вид, отмеченный только для Уссурийского флористического района (Сосудистые..., 1988). В Гербарии VLA представлены сборы только из Приморского края. Нами впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района.

**Eriocaulon chinorossicum* Kom. — Амурская обл., окрестности г. Благовещенска, старичное озеро в пойме Зеи, сплавина, 7 VIII 2002; 21 VIII 2002.

Восточноазиатский вид, известный из отдельных пунктов Уссурийского и Бурейского флористических районов (Сосудистые..., 1996; Крюкова, 1999). Впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района. Занесен в Красную книгу растений Амурской области (Старченко и др., 1995).

В Гербариях Москвы (MHA) и С.-Петербурга (LE) имеются сборы этого растения только из отдельных пунктов Приморского и Хабаровского краев. В Гербарии VLA преобладают сборы из Приморского края, но имеются образцы В. Якубова из окрестностей пос. Экимчан Амурской обл. (Бурейский флористический район). Нами растение собрано в типичном местообитании рядом с популяцией *Brasenia schreberi* и других водных растений.

**Murdannia keisak* (Hassk) Hand.-Mazz. — Амурская обл., Благовещенский р-н, урочище Мухинка, старица в пойме р. Зея, в воде, 21 VIII 2002.

Азиатско-американский вид, крайне редко встречающийся в Амурской обл. Занесен в Красную книгу Амурской области (Старченко и др., 1995). Найден в Хинганском заповеднике (Флора..., 1998) и в окрестностях г. Белогорска на правом берегу р. Томь (Старченко, Дарман, 1997). Новое местонахождение находится на западном пределе распространения вида.

**Gagea hiensis* Pasch. — Амурская обл., окрестности г. Зеи, на галечниковых косах р. Зеи, 21 V 2001, В. В. Шалыгин.

В пределах Амурской обл. указан для Нижне-Зейского флористического района. Занесен в Красную книгу Амурской области (Старченко и др., 1995). Для Верхне-Зейского флористического района (юг) приводится впервые. По-видимому, в окрестностях г. Зеи проходит северная граница ареала вида. Растение передано авторам геологом В. В. Шалыгиным, который уже несколько лет успешно занимается сбором и изучением растений Зейского р-на.

Dactylorhiza salina (Turcz. ex Lindl.) Soó — Амурская обл., Тамбовский р-н, Муравьевский природный парк, сырой луг, 3 VI 2001, М. Х. Ахтямов; Муравьевский природный парк, сыроватый луг вблизи урочища Бугровое, 26 VI 2002.

И. Б. Вышин (Сосудистые..., 1996) приводит это растение (без карты) для Зее-Буреинского флористического района, ссылаясь только на обработку С. А. Невского во «Флоре СССР» (1935). По-видимому, Невский, указывая вид для Зее-Буреинского района, опирался на материалы И. Ф. Крюкова (Федченко, Федченко, 1906) и сводку В. С. Доктуровского (1912). *Dactylorhiza salina* была собрана Крюковым 2 VIII 1902 в пойме р. Альдикон (притока р. Селемджи). В настоящее время сведения о наличии вида на этой территории отсутствуют. Сборы растения с российского Дальнего Востока в Гербариях Москвы (MHA), С.-Петербурга (LE) и Владивостока (VLA) также отсутствуют.

Находки *D. salina* на территории Муравьевского природного парка достоверно подтверждают наличие вида в Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район).

Truellum maackianum (Regel) Soják — Амурская обл., Благовещенский р-н, окрестности с. Марково, берег оз. Хомутина, 27 VI 2002; 8 VIII 2002.

Указывается для Буреиского и Уссурийского флористических районов (Сосудистые..., 1989). В Гербарии VLA имеются многочисленные сборы из Приморского края и несколько листов из окрестностей г. Хабаровска. Нами впервые приводится для Амурской обл. и Нижне-Зейского флористического района.

T. sagittatum (L.) Soják — Амурская обл., Константиновский р-н, Ключевское водохранилище, береговые заросли, 6 IX 2002; Благовещенский р-н, берег оз. Трупанниково, 8 VIII 2002; Свободненский р-н, берег р. Каменушки, 7 VIII 2001; Зейский р-н, окрестности пос. Октябрьский, закустаренный сырой луг, 26 VIII 2002, И. Г. Борисова; Сковородинский р-н, устье р. Ольдой, урочище Заольдойский Луг, заболоченные участки у озер, 14 VIII 1977, А. Е. Кожевников (VLA).

Азиатско-американский вид, отмеченный для Бурейского, Уссурийского, Южно-Сахалинского и Южно-Курильского флористических районов (Сосудистые..., 1989). Нами впервые приводится для Амурской обл. (Даурский и Нижне-Зейский флористические районы).

В региональном Гербарии VLA представлено довольно много сборов из Приморского края и частично Хабаровского края. С территории Амурской обл. имеется только образец Кожевникова, определенный как *T. sieboldii* (Meissn.) Soják, соответствующий по морфологическим признакам *T. sagittatum* и переопределенный Цвелёвым на *T. sagittatum*. Наши находки с учетом материала Кожевникова указывают на более широкое распространение вида в Амурской обл. *T. sagittatum* по морфологическим признакам и эколого-фитоценотической приуроченности напоминает *T. sieboldii*, обычный для южных районов российского Дальнего Востока. Поэтому тщательный анализ имеющихся сборов и живых растений позволит выявить новые местонахождения *T. sagittatum* в Амурской обл. и на российском Дальнем Востоке.

**Papaver rubro-aurantiacum* (Fisch. ex DC.) Lundstr. — Амурская обл., Сковородинский р-н, р. Амур, Вяткинские утесы, 8 VI 2002; Сковородинский р-н, р. Амур, Верхне-Черпельский кривун, каменистые склоны. 5 VI 2002; Магдагачинский р-н, пос. Черняево, левый берег р. Амур, метеоплощадка, 10 VI 2002.

Ранее этот вид приводился для Даурского флористического района (Бойко, Старченко, 1982). Впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района. Занесен в Красную книгу Амурской области (Старченко и др., 1995). Наблюдения последних лет показали, что вид активно распространяется по долине р. Амур. Популяция в пос. Черняево насчитывает 30—40 экземпляров и находится в хорошем состоянии. Так как вид занимает не типичное местообитание, то в условиях нормального увлажнения растения отличаются более высоким ростом и более крупными цветками.

**Aldrovanda vesiculosa* L. — Амурская обл., окрестности г. Благовещенска, старичное озеро в пойме р. Зеи, 7 VIII 2002.

Очень редкое водное насекомоядное растение с широким, но крайне дизъюнктивным ареалом (Сосудистые..., 1995). Занесено в «Красную книгу Российской Федерации» (1988) и региональные Красные книги. *A. vesiculosa* является очень специализированным растением с резко меняющейся по годам численностью популяции (Крюкова, 1999).

Впервые собрана авторами в старичном водоеме с *Brasenia schreberi, Caldesia reniformis, Sagittaria trifolia* L., *Trapa natans* L. и другими водными и водно-болотными растениями. Популяция *Aldrovanda vesiculosa* насчитывала большое число экземпляров, но цветущих растений не было найдено.

**Thermopsis lanceolata* R. Br. — Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. Албазино, 10 VI 2002.

Евразиатский вид, находящийся в указанном местонахождении на восточной границе ареала. Занесен в Красную книгу Амурской области (Старченко и др., 1995). Отмечен только в 2 пунктах Даурского флористического района: пос. Джалинда и с. Игнашино (Сосудистые..., 1989). В настоящее время популяция термопсиса в с. Игнашино находится в очень плохом состоянии. Неудачная попытка устранить ледяной затор на р. Амур весной 1999 г. вызвала сильное наводнение и огромные глыбы льда буквально перепахали места произрастания этого растения. Обнаруженная нами в пос. Албазино чистая плотная популяция *T. lanceolata* находилась в хорошем состоянии в фазе цветения.

**Solanum kitagawae* Schonbeck-Temesy — Амурская обл., Зейский р-н, окрестности г. Зеи, вдоль заборов и на пустырях, 30 VII 2000, В. В. Шалыгин; 16 VI 2002, В. В. Шалыгин.

Евразиатский вид с дизъюнктивным ареалом. В пределах Амурской обл. отмечен для Даурского и Нижне-Зейского флористических районов (Сосудистые..., 1991). Для Верхне-Зейского флористического района приводится впервые. Как редкое и декоративное растение занесено в Красную книгу растений Амурской области (Старченко и др., 1995).

Благодарности

Авторы благодарны Н. С. Пробатовой, А. Е. Кожевникову, В. В. Якубову, В. Ю. Баркалову, М. В. Крюковой, О. В. Храпко за ценные консультации по отдельным видам растений; заместителю руководителя Главного управления природных ресурсов и охраны окружающей среды Министерства природных ресурсов России по Амурской обл. (ГУПР) А. А. Воропаевой за помощь в организации поездок; заместителю начальника отдела нормирования, анализа состояния окружающей среды и экологического мониторинга ГУПР И. И. Шаповалу за активное личное участие в полевых работах. Полевые работы выполнены при финансовом содействии Экофонда Амурской обл. и транспортном обеспечении ГУПР.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бойко Э. В., Старченко В. М. Флористические находки в бассейне р. Амур // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1301—1305.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Доктуровский В. С. Сводный список растений Амурской области (*Polypodiaceae—Orchidaceae*) // Матер. к исслед. колонизац. р-нов Азиатской России. СПб., 1912. Вып. 1. 217 с.

Красная книга России: правовые акты. М., 2000. С. 4—34.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 591 с.

Красная книга Хабаровского края. Хабаровск, 1999. С. 8—190.

Крюкова М. В. Конспект водно-прибрежной флоры Среднеамурской низменности. Препринт. Хабаровск, 1999. 44 с.

Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края. Владивосток, 2002. 48 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1985. Т. 1. 399 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Старченко В. М. Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 103—110.

Старченко В. М., Бойко Э. В. Флористические находки в бассейне Амура (советского Дальнего Востока) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1544—1546.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Редкие растения охраняемых природных территорий Зейско-Буреинской равнины Амурской области // Тез. докл. обл. науч.-практ. конф. (Новиковских чтений), посвящ. 140-летию образования Амурской обл. и г. Благовещенска. I этап. История. Краеведение. Культура. Благовещенск, 1997. С. 97—99.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флора Муравьевского заказника (Амурская область) // Исследование растительного покрова российского Дальнего Востока / Под ред. В. А. Недолужко. Владивосток, 1999. Т. 1. С. 211—221.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

Тильба А. П. Растительность озер Константиновского района Амурской области и возможности ее использования // Тр. Благовещенск. с.-х. ин-та. 1961. № 2. С. 53—58.

Федченко О. А., Федченко Б. А. Список растений Амурской области, собранных преимущественно И. Ф. Крюковым. СПб., 1908. 66 с.

Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область). Владивосток. 1988. 106 с.

Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 697—718.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

Data on records of 23 taxa of rare higher vascular plants in the Amur River basin are given. 7 species are recorded as new to Amur Region, 13 species as new to the Lower Zeya floristic region, 2 species to the Upper Zeya floristic region.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.662

© А. А. Красников,[1] О. С. Жирова,[2] М. Н. Ломоносова,[3] С. В. Смирнов[4]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE* ИЗ ЮЖНОЙ СИБИРИ И КАЗАХСТАНА

A. A. KRASNIKOV, O. S. ZHIROVA, M. N. LOMONOSOVA, S. V. SMIRNOV. CHROMOSOME NUMBERS OF *ASTERACEAE* SPECIES FROM THE SOUTHERN SIBERIA AND KAZAKHSTAN

[1, 2, 3] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
[4] Алтайский государственный университет
656099 Барнаул, ул. Димитрова, 66
Поступила 21.10.2002

Изучены хромосомные числа 34 видов сем. *Asteraceae* из Южной Сибири и Казахстана. Для 12 видов числа хромосом определены впервые.

Ключевые слова: *Asteraceae,* числа хромосом, Южная Сибирь, Казахстан.

Ancathia igniaria (Spreng.) DC., **2n = 26**. Республика Тува, Кызыльский р-н, в 3 км на юго-запад от с. Баян-Кол, 1999, № 417, А. Шмаков и др. (Гербарий Алтайского государственного университета, SSBG).

Arctium minus (Hill) Bernh., **2n = 36**. Алтайский край, Солтонский р-н, окрестности с. Кедровка, 1997, П. Голяков, Е. Стась (Гербарий АГУ, SSBG).

A. tomentosum Mill., **2n = 36**. Алтайский край, г. Барнаул, окрестности пос. Южный, 2002, № 14a, О. Жирова, А. Красников.

Artemisia annua L., **2n = 18**. Республика Казахстан, Семиречье, Талды-Курганская обл., г. Уш-Тобе, южная окраина, 2000, № 62, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

A. terra-alba Krasch., **2n = 18***. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, долина Черного Иртыша в 3 км вверх от дер. Ардынка, г. Ашутас, 2001, № 152, М. Ломоносова.

Cancrinia discoidea (Ledeb.) Poljak., **2n = 14***. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, гора Караберик, 2001, № 142, М. Ломоносова.

Carduus crispus L., **2n = 22**. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., окрестности пос. Кокпекты, 2001, М. Ломоносова.

Centaurea sergii Klok., **2n = 30***. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Нарымский хр. по правому берегу Бухтарминского водохранилища, 2000, С. Смирнов (Гербарий АГУ, SSBG).

Chondrilla ambiqua Fisch. ex Kar. et Kir., **2n = 10**. Республика Казахстан, Семиречье, Талды-Курганская обл., пески в 2 км восточнее пос. Мотай, 2000, № 49, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

C. brevirostris Fisch. et Mey., **2n = 15**. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., долина Черного Иртыша в 3 км вверх от дер. Ардынка, гора Ашутас, 2001, № 153, М. Ломоносова; **2n = 20**. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., окрестности пос. Кокпекты, 2001, № 203, она же.

C. juncea L., **2n = 15**. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Самарский р-н, пески Кызылкум на юг от дер. Казнаковка, 2001, № 91, М. Ломоносова.

C. lejosperma Kar. et Kir., **2n = 15**. Республика Казахстан, Семиречье, Талды-Курганская обл., гора Уш-Тобе, 2000, № 55, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

C. macrocarpa Leonova, **2n = 15***. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., долина Черного Иртыша в 3 км вверх от дер. Ардынка, гора Ашутас, 2001, № 155, М. Ломоносова, Т. Мальцева.

C. piptocoma Fisch. et Mey., **2n = 10***. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., окрестности г. Зайсан, 2001, № 183, М. Ломоносова; там же, Зайсанский р-н, Шиликтинская долина, окрестности дер. Дайыр, 2001, № 176, она же.

C. roullieri Kar. et Kir., **2n = 15***. Алтайский край, Михайловский р-н, окрестности пос. Малиновое озеро, 1988, М. Ломоносова, О. Жданова.

Cirsium vulgare (Savi) Ten., 2n ≈ 60. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, окрестности с. Куйган, 2001, М. Ломоносова.

Cousinia affinis Schrenk, **2n = 24***. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, долина Черного Иртыша в 3 км вверх от дер. Ардынка, 2001, М. Ломоносова.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen., **2n = 36**. Алтайский край, окрестности г. Рубцовска, 2000, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

Hieracium virosum Pall., **2n = 27**. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, долина Черного Иртыша в 3 км вверх от дер. Ардынка, 2001, М. Ломоносова.

Karelinia caspica (Pall.) Less., **2n = 20**. Республика Казахстан, Семиречье, Восточно-Казахстанская обл., южная окраина пос. Актогай, 2001, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

Lactuca serriola L., **2n = 18**. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, переправа через Бухтарминское водохранилище, 2001, М. Ломоносова; долина Черного Иртыша в 3 км вверх от дер. Ардынка, г. Ашутас, 2001, № 154, она же.

Neopallasia pectinata (Pall.) Pojark. (Syn. *Artemisia pectinata* Pall.), **2n = 18**. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, Шиликтинская долина, окрестности дер. Дайдыр, 2001, № 177, М. Ломоносова.

Saussurea laciniata Ledeb., **2n = 28**. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, гора Караберик, 2001, М. Ломоносова.

S. robusta Ledeb., **2n = 26***. Республика Казахстан, Талды-Курганская обл., в 2 км на юго-запад от горы Уш-Тобе, 2000, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

Saussurea salicifolia, **2n = 28***. Тува, Западный Саян, устье р. Уюк, 1986, № 315, О. Жданова, Д. Шауло.

S. salsa (Pall. ex Bieb.) Spreng., **2n = 28**. Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, 20 км на юго-восток от с. Дарственное, 2001, № 118, М. Ломоносова; **2n = 26**. Республика Казахстан, Семиречье, Восточно-Казахстанская обл., в 3 км южнее пос. Актогай, 2000, № 38, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

Serratula algida Iljin, **2n = 56***. Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, окрестности оз. Богуты, 1998, № 4674, А. Шмаков и др. (Гербарий АГУ, SSBG).

S. kirghisorum Iljin, **2n = 28***. Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, низовье р. Чеган-Узун, 1999, № 3952, Р. Камелин и др. (Гербарий АГУ, SSBG).

Tragopogon major Jacq., **2n = 12**. Алтайский край, Новоегорьевский р-н, окрестности с. Новоегорьевское, 1985, № 22-1-85, А. Красников; Родинский р-н, окрестности с. Ярославцев Лог, 1985, № 20-85, он же; Славгородский р-н, окрестности с. Гришковка, 1985, № 15-85, он же; Табунский р-н, окрестности с. Табуны, 1985, № 16-85, он же; Хабарский р-н, окрестности с. Орлово, 1985, № 14-85, он же.

T. orientalis L., **2n = 12**. Омская обл., Тюкалинский р-н, окрестности дер. Малиновка, 1984, № 2042, А. Красников; Новосибирская обл., окрестности г. Новосибирска, Академгородок, 1985, № 35-85, А. Красников; Алтайский край: Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, долина р. Бар-Бургазы в среднем течении, 1982, А. Красников, М. Манеев; Онгудайский р-н, окрестности с. Озерное, 1984, А. Красников, Д. Шауло; Усть-Канский р-н, Ябоганский перевал, 1984, № 134, Д. Шауло, А. Красников; Усть-Коксинский р-н, Терехтинский хр., окрестности с. Кырлык, 1984, № 100, они же; окрестности с. Юстик, 1984, № 52-84, они же.

T. podolicus (DC.) S. Nikit., **2n = 12***. Алтайский край, Новоегорьевский р-н, окрестности с. Новоегорьевское, 1985. № 22-2-85, А. Красников.

T. sibiricus Ganesch., **2n = 12**. Алтайский край, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, 1982, № 30, А. Красников.

Tripolium vulgare Nees., **2n = 18**. Республика Казахстан, Семиречье, Восточно-Казахстанская обл., 3 км южнее пос. Актогай, 2000, № 37, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

Xantium spinosum L., **2n = 36**. Республика Казахстан, Семиречье, Талды-Курганская обл., гора Уш-Тобе, южная окраина, 2000, № 57, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

Гербарные образцы изученных растений, кроме специальных отмеченных в тексте, хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск (NS).

Звездочкой отмечены числа хромосом, определенные впервые.

Работа проведена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49210).

SUMMARY

Chromosome numbers of 34 species of the family *Asteraceae* from the Southern Siberia and Kazakhstan have been studied. Chromosome numbers of 12 species are determined for the first time.

УДК 576.316.7 : 582(571.6) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 9

© С. А. Волкова, Э. В. Бойко, И. В. Антушева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ ФЛОРЫ КАМЧАТКИ И САХАЛИНА

S. A. VOLKOVA, E. V. BOYKO, I. V. ANTUSHEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF KAMCHATKA AND SAKHALIN FLORA

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 314-050
E-mail: piboc@stl.ru
Поступила 29.01.2003

Приведены числа хромосом (2n) для 16 видов растений (7 семейств) флоры Камчатской и Сахалинской областей.

Ключевые слова: числа хромосом, флора, Камчатская и Сахалинская области.

В настоящей статье приведены числа хромосом для 16 видов растений 7 семейств. Знаком «*» отмечено новое число хромосом для рода. Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995). Гербарные образцы хранятся в Тихоокеанском ин-те биоорганической химии ДВО РАН (г. Владивосток).

Asteraceae

Artemisia arctica Less., **2n = 36**. Камчатская обл., вулкан Ключевская сопка, 2002 г., Э. Бойко.

A. borealis Pall., **2n = 18**. Камчатская обл., вулкан Ключевская сопка, 2002 г., Э. Бойко.

A. glomerata Ledeb., **2n = 36**. Камчатская обл., вулкан Ключевская сопка, 2002 г., Э. Бойко.

Aster sibiricus L., **2n = 18**. Камчатская обл., вулкан Ключевская сопка, 2002 г., Э. Бойко.

Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz., **2n = 8**. Камчатская обл., вулкан Ключевская сопка, 2002 г., Э. Бойко.

Erigeron thunbergii A. Gray, **2n = 48***. Камчатская обл., вулкан Ключевская сопка, 2002 г., Э. Бойко.

Picris kamtschatica Ledeb., **2n = 10**. Камчатская обл., вулкан Шивелуч, 2002 г., Э. Бойко.

Brassicaceae

Barbarea orthoceras Ledeb., **2n = 16**. Сахалинская обл., о-в Онекотан, р. Ольховая, близ устья, 2002 г., Э. Бойко.

Cochlearia officinalis L., **2n = 14**. Сахалинская обл., о-в Онекотан, р. Ольховая, близ устья, 2002 г., Э. Бойко.

Ermania parryoides (Cham.) Botsch., **2n = 12**. Камчатская обл., вулкан Ключевская сопка, 2002 г., Э. Бойко.

Fabaceae

Oxytropis kamtschatica Hult., **2n = 16**. Камчатская обл., вулкан Ключевская сопка, лавовый поток Пещерный, 2002 г., Э. Бойко.

Oxytropis revoluta Ledeb., **2n = 16**. Камчатская обл., вулкан Шивелуч, h = 800 м, вулканическая пустыня, 2002 г., Э. Бойко.

Juncaceae

Luzula kjellmaniana Miyabe et Kudo, **2n = 36**. Сахалинская обл., о-в Онекотан, сырой луг в долине р. Ольховая, 2002 г., Э. Бойко.

Poaceae

Trisetum sibiricum Rupr., **2n = 14**. Камчатская обл., вулкан Ключевская сопка, 2002 г., Э. Бойко.

Polemoniaceae

Polemonium boreale Adams, **2n = 18**. Камчатская обл., вулкан Шивелуч, на вулканическом пепле, 2002 г., Э. Бойко.

Violaceae

Viola langsdorfii Fisch. ex Ging., **2n > 90**. Сахалинская обл., о-в Онекотан, р. Ольховая, вейниково-разнотравный луг, 2002 г., Э. Бойко.

Для этого вида известны числа хромосом: **2n = 96** (Miyaji, 1929. Цит. по: Хромосомные..., 1969) и **2n = 72** (Соколовская, Пробатова, 1986).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asteraceae, Iridaceae, Poaceae, Primulaceae, Violaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1423—1425.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 927 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

Chromosome numbers are presented for 16 species from 7 families of Kamchatka and Sakhalin flora.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47 + 57) : 582

© М. В. Шустов, Н. С. Раков, А. В. Масленников

ПАМЯТИ ВИКТОРА ВАСИЛЬЕВИЧА БЛАГОВЕЩЕНСКОГО (28 I 1917—12 I 2002)

M. V. SHUSTOV, N. S. RAKOV, A. V. MASLENNIKOV. IN MEMORIAM: VIKTOR VASILJEVICH BLAGOVESHCHENSKY (28 I 1917—12 I 2002)

Ульяновский педагогический университет, кафедра ботаники
432700 Ульяновск, пл. 100-летия со дня рождения В. И. Ленина, 4
Тел. 8-8422-441009
E-mail: ulgpu@mv.ru

Поступила 13.03.2003

12 января 2002 г. ушел из жизни Виктор Васильевич Благовещенский — выдающийся ученый, доктор биологических наук, профессор, заслуженный работник высшей школы Российской Федерации, Почетный член Русского ботанического общества, создатель ульяновской школы геоботаников и флористов. Ульяновская область простилась со своим Почетным гражданином.

Виктор Васильевич родился 28 января 1917 г. в г. Перми в семье инженера железнодорожного транспорта. В 1933 г. он поступил на биологический факультет Пермского государственного университета. В студенческие годы под руководством А. А. Генкеля принимал участие в описании Зайсанской полупустыни, самостоятельно проводил исследования в Красноярском крае. Закончив с отличием университет, В. В. поступил в аспирантуру Московского государственного университета к выдающемуся советскому геоботанику В. В. Алехину, под руководством которого подготовил и защитил в 1941 г. кандидатскую диссертацию.

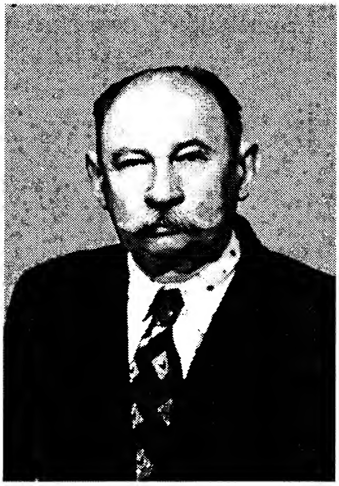
10 июля 1941 г. В. В. был призван в армию. В составе танкового полка гвардии лейтенант Благовещенский участвовал в боевых операциях на Калининском, Брянском и Первом Украинском фронтах. Был дважды ранен, награжден орденом Красной Звезды, медалями «За отвагу», «За взятие Берлина», «За освобождение Праги», «За победу над Германией».

После демобилизации в сентябре 1945 г. кандидат биологических наук В. В. получил в Министерстве просвещения РСФСР направление на работу в Ульяновский государственный педагогический институт (ныне педагогический университет), где в течение 20 лет заведовал кафедрой ботаники. Становление кафедры неотделимо от его деятельности. Под руководством В. В. коллектив кафедры наряду с учебной работой развернул исследование флоры и растительности Ульяновской обл. и Среднего Поволжья. Результатом этого стали коллективные монографии: «Определитель растений Среднего Поволжья» (1984), «Ценные ботанические объекты Ульяновской области» (1984), «Редкие и исчезающие растения Ульяновской области» (1989), «Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области» (1994), «Особо охраняемые природные территории Ульяновской области» (1997). В. В. активно участвовал в многолетнем международном проекте по созданию «Atlas Florae Europaeae».

С 1945 г. В. В. начал изучение и описание растительности Приволжской возвышенности, имеющей принципиальное значение для понимания исторических процессов становления флоры и растительности Русской равнины. Результатом многолетнего труда стала докторская диссертация «Лесная растительность центральной части

Приволжской возвышенности», успешно защищенная в 1971 г. Диссертация В. В. явилась значимым этапом в изучении флоры, растительности и процессов флорогенеза на Приволжской возвышенности.

Итоговая монография «Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным природопользованием» сейчас находится в печати и станет своего рода наказом грядущим поколениям. В. В. опубликовано более 140 научных работ (в том числе 7 монографий) в отечественных и зарубежных изданиях. Более 50 статей в центральной и местной периодической печати посвящено самым насущным вопросам рационального природопользования и природоохранным проблемам. В. В. — создатель ульяновской школы флористов и геоботаников. За многолетнюю научно-педагогическую работу награжден орденом Дружбы народов и медалью «За доблестный труд».



Неизменным лекционным курсом, который он читал всю жизнь, была анатомия и морфология растений для студентов 1-го курса. Летом полученные теоретические знания закреплялись на полевой практике. Именно благодаря В. В. полевые практики начиная с 1953 г. стали выездными и начали проводиться в различных районах Ульяновской обл. На старших курсах В. В. в разные годы читал специальные курсы — геоботанику, а также полезные растения, среди которых медоносы занимали особое место и особенно были любимы, поскольку их опылителей изучала его жена и неизменная участница всех биологических экспедиций по территории Ульяновской обл. профессор Н. Н. Благовещенская. После студенческих полевых практик и биологических экспедиций пополнялись фонды гербария и на карте области появлялись новые ценные биологические объекты. Особый научный интерес В. В. — исследование ископаемых древесин с территории нашего региона, что нашло отражение в ряде публикаций (Благовещенский, 1997; Благовещенский, Громыко, 1994).

В. В. был высоконравственным и принципиальным человеком, выдающимся ученым, замечательным педагогом, прекрасным семьянином, надежным товарищем. Жизнь Виктора Васильевича Благовещенского служит примером самоотверженного и бескорыстного служения самым высоким жизненным и научным идеалам.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ В. В. БЛАГОВЕЩЕНСКОГО*

1978. В защиту шкалы Друде // Бот. журн. Т. 63. № 12. С. 18—19.

Охрана и рациональное использование природных ресурсов Ульяновской области // Природные условия Ульяновской области. Казань КГУ. С. 309—321.

Растительный мир // Там же. С. 227—255. (Совместно с Ю. А. Пчелкиным и Н. С. Раковым).

1979. Липняки Ульяновской области // Флора и растительность Среднего Поволжья. Межвуз. сб. Ульяновск. С. 3—26. (Совместно с Н. С. Раковым).

Новые сведения о флоре Ульяновской области // Там же. С. 72—78. (Совместно с Ю. А. Пчелкиным и Н. С. Раковым).

О восстановлении сосновых лесов на Приволжской возвышенности // Там же. С. 26—42.

1980. Реликтовые леса Ульяновской области как резерваты дикорастущих растений // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. IV. Флора и фауна. Свердловск. С. 20—21.

---

* Перечень работ В. В. Благовещенского, опубликованных до 1978 г., дан в статье В. С. Шустова, Ю. А. Пчелкина, Н. С. Ракова (1978).

Итоги работы по инвентаризации флоры высших растений Ульяновской области / Там же. С. 23—24. (Совместно с Ю. А. Пчелкиным, Н. С. Раковым, В. С. Шустовым).

1981. Итоги учета редких и исчезающих растений Ульяновской области // Экология и охрана растений Нечерноземной зоны РСФСР. Иваново. С. 53—55. (Совместно с Ю. А. Пчелкиным, Н. С. Раковым, В. С. Шустовым).

1982. Улучшение медоносной базы // Пчеловодство. № 2. С. 17—18.

1983. Special entomological nature reserves on a floristic basis // Abstr. Tenth Int. symp. on entomofaunistics Central Europe. Budapest. S. 5—6. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).

1984. Итоги и задачи изучения флоры Ульяновской области // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. М. С. 45—47.

Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука. 392 с. (Совместно с Ю. А. Пчелкиным, Н. С. Раковым, В. В. Стариковой, В. С. Шустовым).

Floristic basa at formation of entomological special nature reserves (on the example of Middle Volga) // Verhandeungen des zentral Internationalen uber Entomofaunistic Mitteleuropas. Budapest. S. 27—28. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).

1985. Природоохранная краеведческая работа как основа экологического воспитания студентов // Тез. докл. обл. межвуз. науч.-практ. конф. Куйбышев. С. 45—46. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).

Создание степных заказников в Среднем Поволжье // Региональные проблемы экологии. Казань. Ч. 1. С. 106—107. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).

1986. Акуловская степь // Ценные ботанические объекты Ульяновской области. Ульяновск. С. 55—61.

Вешкаймские реликтовые сосняки и каменистые степи. Там же. С. 30—40.

К истории выявления и изучения ценных ботанических объектов Ульяновской области // Там же. С. 3—9.

Медонос — глобулярия // Пчеловодство. № 9. С. 9—10.

Сенгилеевские горные сосняки // Ценные ботанические объекты Ульяновской области. Ульяновск. С. 18—22. (Совместно с Н. С. Раковым).

Суруловская лесостепь // Там же. С. 40—55. (Совместно с Н. Н. Благовещенской, Н. С. Раковым, В. С. Шустовым).

Ундоровский широколиственный лес // Там же. С. 22—29. (Совместно с Н. С. Раковым).

1988. Резеда желтая // Пчеловодство. № 11. С. 20.

Сообщества белоуса (*Nardus stricta*, *Poaceae*) Среднего Поволжья на южной границе распространения // Бот. журн. Т. 73. № 1. С. 1572—1576.

1989. Нектароносная синантропная флора и ее значение в агроценозе // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М. С. 17—19. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).

Реализация межпредметных связей на полевой практике по ботанике и зоологии как основа будущей природоохранной деятельности учителей биологии // Межпредметные связи в преподавании биологии. Иркутск. С. 40—43. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).

Редкие и исчезающие растения Ульяновской области. Саратов. Приволж. кн. изд.-во. 96 с. (Совместно с Н. С. Раковым, В. С. Шустовым).

1990. Нектароносная флора и управление стабильностью ос-энтомофагов в агроценозе // Тез. докл. XII Междунар. симп. по энтомофауне Средней Европы. Киев. С. 102—104. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).

1992. Проблемы охраны и восстановления лесных биогеоценозов Приволжской возвышенности в связи с их историей // Тез. Междунар. совещ. «Состояние растительных ресурсов Восточной Европы». Ульяновск. С. 123—126.

Растительность в истоках малых рек Ульяновской области // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем малых рек. Ч. 1. Краснодар. С. 56—58. (Совместно с Н. С. Раковым).

1993. Развитие сети охраняемых территорий в Ульяновской области // Самарская Лука. Бюллетень. № 4. С. 244—251. (Совместно с Н. С. Раковым).

Редкие растения Ульяновской области, включенные в Красную книгу СССР // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара. С. 10—15. (Совместно с Н. С. Раковым).

Экспедиционные исследования Ульяновской области и выделение охраняемых территорий-памятников природы // Опыт и проблемы экологического образования школьников. Пенза. С. 48—51. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).

1994. Баевка. Палеоцен // Местонахождения ископаемых растений, нуждающихся в охране. СПб. С. 44—45. (Совместно с Д. В. Громыко).

Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск. 116 с. (Совместно с Н. С. Раковым).

Медоносные растения Ульяновской области. Ульяновск. 138 с.

О происхождении и необходимости охраны лесостепных и степных экосистем Приволжской возвышенности // Актуальные вопросы экологии и охраны природных степных экосистем и сопредельных территорий. Краснодар. Ч. 2. С. 264—275. (Совместно с Н. Н. Благовещенской и Н. С. Раковым).

Флористико-экологические проблемы центральной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. Т. 79. № 2. С. 5—13. (Совместно с А. В. Масленниковым, А. Н. Мордвиновым, Н. С. Раковым, М. В. Шустовым).

Сложившаяся степная экосистема на искусственном образовании — древнем земляном валу // Актуальные вопросы экологии и охраны природы степных экосистем и сопредельных территорий. Краснодар. Ч. 2. С. 257—260. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).

1995. К 200-летию выхода в свет книги Нестора Максимовича-Амбодика «Персональные основания ботаники» // Бот. журн. Т. 81. № 6. С. 120—123.

Регуляция энтомоагроценозов на основе нектароносов // Региональные эколого-фаунистические исследования как научная основа фаунистического мониторинга. Ульяновск. С. 39—40. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).

Современная флора сосудистых растений Ульяновской области // Флора Центральной России. (Матер. Рос. конф., 1—3 февраля 1995 г.) М. С. 79—82. (Совместно с А. В. Масленниковым и Н. С. Раковым).

1996. Ботаническое ресурсоведение (полезные растения мира). Ульяновск. 368 с.

К вопросу об охране реликтовых сосновых лесов на Приволжской возвышенности // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных и центральных регионов России. Краснодар. С. 74—76.

1997. Баевское окаменелое дерево // Особо охраняемые природные территории Ульяновской области. Ульяновск. С. 116—117.

Гербарий как основа экологического мониторинга // Проблемы экологии Ульяновской области. Ульяновск. С. 23—24. (Совместно с А. В. Масленниковым и Н. С. Раковым).

Истоки реки Барыш // Особо охраняемые природные территории Ульяновской области. Ульяновск. С. 48—50. (Совместно с Н. С. Раковым).

Истоки реки Инзы // Там же. С. 47—48. (Совместно с Н. С. Раковым).

Истоки реки Свияги // Там же. С. 46—47. (Совместно с Н. С. Раковым).

Истоки реки Сызрани // Там же. С. 50—51. (Совместно с Н. С. Раковым).

Истоки реки Суры // Там же. С. 45—46. (Совместно с Н. С. Раковым).

Ляховские меловые склоны // Там же. С. 57—59. (Совместно с М. Н. Кузнецовой, А. В. Масленниковым).

Охрана природы — дело большой государственной важности. Там же. С. 4—5.

Редкие и исчезающие растения для Красной книги Ульяновской области // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Тез. докл. X Межреспубл. науч.-практ. конф., 15—16 апреля 1997 г. Краснодар. С. 90—92. (Совместно с А. В. Масленниковым и Н. С. Раковым).

Реликтовые леса в кварталах № 13—15 Вешкаймского лесничества Вешкаймского лесхоза и прилегающая каменистая степь // Особо охраняемые природные территории Ульяновской области. Ульяновск. С. 13—15. (Совместно с М. И. Бузоверовым).

Сенгилеевские горные сосняки на отложениях палеогена. Там же. С. 8—9. (Совместно с Н. С. Раковым и М. И. Бузоверовым).

Средниковская лесостепь (урочище Малая Атмала) // Там же. С. 56—57. (Совместно с Н. Н. Благовещенской, С. И. Буганиным, А. В. Масленниковым, Н. С. Раковым, В. А. Юсовым).

Суруловская лесостепь (урочище Зимина гора) // Там же. С. 54—55. (Совместно с Н. Н. Благовещенской, Н. С. Раковым, В. А. Юсовым).

Урочище Орешник // Там же. С. 59—60. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).

Урочище Скрипинские Кучуры // Там же. С. 102—104. (Совместно с Н. Н. Благовещенской, А. Н. Мордвиновым, Н. С. Раковым, В. С. Шустовым, М. В. Шустовым).

Юловский пруд и его окрестности // Там же. С. 30—32. (Совместно с Н. Н. Благовещенской и С. И. Буганиным).

1998. К систематике и биологии редких и исчезающих видов сосудистых растений Ульяновской области // Тез. докл. II (X) съезда Русск. бот. общ-ва. СПб. Т. 2. С. 241. (Совместно с А. В. Масленниковым и Н. С. Раковым).

Реликтовые и эндемичные растения во флоре Ульяновской области // Тез. докл. конф., посвящ. 120-летию со дня рождения И. И. Спрыгина. Пенза. С. 63—67. (Совместно с Н. С. Раковым).

1999. Ботанические исследования в Симбирско-Ульяновском крае // Естественно-научные исследования в Симбирско-Ульяновском крае на рубеже веков. Ульяновск. С. 34—39. (Совместно с А. В. Масленниковым, Л. А. Масленниковой, А. Н. Мордвиновым, Н. С. Раковым, М. В. Шустовым).

Определитель деревьев и кустарников в безлистном состоянии. Ульяновск. 60 с.

2000. Акуловская степь // Ульяновская-Симбирская энциклопедия. С. 25. (Совместно с Н. С. Раковым).

Баевское дерево // Там же. С. 49.

Ботанические исследования на территории края // Там же. С. 81.

Гроссет Гуго Эдгарович // Там же. С. 151.

Коржинский Сергей Иванович // Там же. С. 291.

Кувайская тайга // Там же. С. 313. (Совместно с Н. С. Раковым).

Растительные индикаторы нашего края, их теоретическое и практическое значение // Природа Симбирского Поволжья. Сб. науч. тр. Вып. 1. Ульяновск. С. 51—57.

Реликтовые и эндемичные растения во флоре Ульяновской области // Там же. С. 38—59. (Совместно с Н. С. Раковым).

2001. Вопрос устойчивости экосистемы сосново-дубовых лесов на примере Приволжской возвышенности // Проблемы устойчивого функционирования лесных экосистем. Матер. Всерос. конф. Ульяновск. С. 7—9.

Грушанковые лесов Среднего Поволжья и их фитоценотическое значение // Природа Симбирского Поволжья. Сб. науч. тр. Вып. 2. Ульяновск. С. 38—59.

История ботанических исследований на Приволжской возвышенности // Источники по истории изучения природных ресурсов бассейна реки Волги. Матер. науч. конф. М. С. 103—116.

Осиновые леса Ульяновской области и вопрос об их возникновении. Там же. С. 9—21.

2003. Растительный мир урочища «Золотая гора» // Природа Симбирского Поволжья. Сб. науч. тр. Вып. 3. Ульяновск. С. 39—43. (Совместно с Н. С. Раковым).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Шустов В. С., Пчелкин Ю. А., Раков Н. С. Виктор Васильевич Благовещенский (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 621—623.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© А. В. Беликович

Г. В. Гуков. Чье имя ты носишь, растение? Сто пятьдесят кратких биографий (Из истории ботанических исследований на Дальнем Востоке). Изд. 2-е, испр. и доп. Владивосток: Дальнаука, 2001. 400 с.

A. V. BELIKOVICH. *G. V. GUKOV.* WHOSE NAME DO YOU BEAR, PLANT?
ONE HUNDRED AND FIFTY BRIEF BIOGRAPHIES
(FROM THE HISTORY OF BOTANICAL INVESTIGATION OF THE RUSSIAN FAR EAST).
SECOND ED., REV. AND SUPPL. VLADIVOSTOK: DALNAUKA, 2001. 400 P.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 311385
E-mail: ibss@eastnet. febras.ru
Поступила 17.12.2002

Книга, вопреки своему вопросу в заглавии, посвящена не растениям и их названиям, а людям. Собственно, вся она — развернутое описание жизни многих десятков людей — ботаников разных поколений, разного масштаба, разных национальностей и стран. Вряд ли они где-то могли бы собраться за единым столом, но вот здесь они собраны совершенно естественно — вокруг единого древа, имя которому «Флора Дальнего Востока». Их имена стали именами произрастающих здесь растений — видовыми и даже родовыми, своеобразной «пропиской» в ботанической номенклатуре.

Одновременно эта книга может служить и как развернутый рассказ о ботанике как стиле жизни и о тех разнообразных профессиях, которые позволили ботанике расти и развиваться. Ибо здесь, в познании флоры Дальнего Востока (как и флор других территорий всей нашей необъятной России), оставили свой след не только ученые, но и путешественники, миссионеры, врачи, военные, аптекари, дипломаты, общественные деятели, натуралисты-любители и прочие коллекторы растений — подчас совсем не знаменитые и не известные широкой публике. Таким образом, книга Г. В. Гукова на самом деле — о ботанике, причем ботаника здесь освещена под совершенно специфическим углом зрения, присущим только систематике: через латинские имена. О ботанике в таком ключе говорить необходимо, потому что латинский язык, на котором она объясняется со своими исследователями, не всем понятен. Многие имена ботаники воспринимают просто как мифы, легенды, как сказки о всемогущих богах, которыми они на самом деле не являлись. Гуков показывает, где кончается эта ботаническая мифология и начинается простая реальность, тяжелый и кропотливый труд многих сотен людей, стоящий за «Флорой». Судьбы ботаников в его книге — это осколочки свершенных результатов, той безусловной ценности, которая вошла в копилку систематики — названия растений.

Г. В. Гуков — профессор, доктор сельскохозяйственных наук, заведующий кафедрой лесоводства Приморской государственной сельскохозяйственной академии, член-корреспондент Дальневосточного отделения Международной академии наук высшей школы, академик Международной академии аграрного образования, заслуженный работник высшей школы РФ. Поэтому написанная им книга поначалу вызывает удивление: она не о лесоведении, а о флоре. И сразу понимаешь, почему: как еще достучаться до студентов, как растолковать им сакральный смысл сбора растений, его неувядающую ценность для науки? Как рассказать неботаникам о ботанике? Гуков выбрал один, весьма незаурядный способ: через описание людей, делающих «ботанику» наукой, — тех, кто внес свой вклад в познание флоры. Получилась эпопея из судеб грандиознейших по замыслу людей, сделанная в несколько «динамическом» ключе переклички через времена, через века и эпохи. В этом смысле книга не биологична, а гуманитарна, потому что питается энергией старины, романтической флористики, собирательства, духа поиска.

1-я часть книги называется «Современники Линнея». Она открывается статьей «Семен Иванович Дежнев», а заканчивается «Иоганном Сиверсом» и напоминает статьи из географической энциклопедии. Алгоритм Гукова — подробная и словами отшлифованная схема-жизнеописание. Каждая фигура рассматривается как в своем роде уникальная и реликтовая. Все они — землепроходцы, покорители, офицеры флота, естествоиспытатели и коллекторы — образовали каркас здания современной флоры Дальнего Востока, создали аксиомы, на которых потом была построена солидная основа, изданная в многотомнике «Сосудистые растения советского Дальнего Востока».

2-я часть — «Современники Максимовича» — более солидная и насыщена именами. Здесь мелькают не только известные всем Лангсдорф, Триниус, Ледебур, Пржевальский, Турчанинов, Траутфеттер, Миддендорф, но и мало разрекламированные собиратели растений — такие как русский мореплаватель Коцебу, ветеринарный врач Гаупт, живописец Хорис, коллектор Илья Кузнецов, дипломат Татаринов... Список можно продолжать бесконечно, и он всем будет интересен.

3-я часть — «Современники Комарова и его последователи» — сталкивает нас с людьми, недавно или только что ушедшими. Мозаика судеб, столкнувшихся вокруг дальневосточной флоры, просто изумляет, поражает всеохватностью, разнообразием, быстрыми темпами флористического «прогресса» на этой территории. Крупные, планомерные экспедиции по изучению «Амурского края» привлекли сюда массу новых личностей — богатых душой, ярких, целенаправленных ученых, организаторов теоретической и экспериментальной наук (И. П. Бородин, П. Н. Крылов, М. И. Янковский, В. Л. Комаров, Б. Н. Городков, А. И. Толмачев, В. Б. Сочава, Б. П. Колесников, С. С. Харкевич).

Не имеет смысла сейчас касаться всех биографий людей, подробно освещенных в книге Гукова. Эта книга для долгого чтения и к ней следует обращаться неоднократно, поразившись неизвестной фамилией, странному названию встреченного растения. По структуре она проста, так как адресована любому читателю — от школьника до старца. Целью автора было изложить все сведения в максимально доступной форме, практически опустив неизбежные в научных трудах подробные ссылки. Книга удачно дополнена цветными иллюстрациями цветущих и плодоносящих растений, которые будто бы подтверждают реальность и вещественность вклада всех этих незабытых, полузабытых и совсем забытых людей. Именно эта вещественность, яркость, полнота отличают второе издание от первого, вышедшего в 1989 г. в Хабаровске, которое, несмотря на тираж в 15 тыс. экземпляров, сразу же исчезло с прилавков книжных магазинов.

И если с первых страниц эта книга может как будто не оправдать ваши ожидания — показаться суховатым бесстрастным изложением, напоминающим, скорее, учебник, а не художественный труд, то вскоре вы заметите, что в жизнеописаниях самих ботаников мы видим такой подъем, такую внутреннюю энергию, что и порождает вдохновение, из сухой лекции получаются эссе, которые сразу делают книгу современной, наполненной не только информацией, но и чувством. Чувство это — мало распространенное в наше время пессимистических прогнозов и унылых ужасов — восхищение теми, кто «делает» ботанику, этакий «ботанический романтизм». Это возвращение к светлым идеалам, попытка автора обрести утраченную иллюзию романтического прогресса в науке, что для нового, не выросшего еще ботаника-школьника и ботаника-студента самое желанное.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 9

© А. Р. Ишбирдин,[1] Б. М. Миркин,[2] Л. Г. Наумова[3]

V. G. Onipchenko. Alpine vegetation of the Teberda reserve, the nordwestern caucasus. English edition by K. Thompson // Veröffentlichungen des geobotanischen instituts der eidg. tech. hochschule, stiftung rubel, in zürich. 2002. Heft 130. 168 s. (*В. Г. Онипченко.* Альпийская растительность Тебердинского заповедника, Северо-Западный Кавказ / Англ. редакция К. Томпсона. 2002. 168 с.)

A. R. ISHBIRDIN, B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. *V. G. ONIPCHENKO.* ALPINE VEGETATION OF THE TEBERDA RESERVE, THE NORTHWESTERN CAUCASUS. ENGLISH EDITION BY K. THOMPSON // VERÖFFENTLICHUNGEN DES GEOBOTANISCHEN INSTITUTS DER EIDG. TECH. HOCHSCHULE, STIFTUNG RUBEL, IN ZURICH. 2002. HEFT 130. 168 S.

[1] Сибайский институт Башкирского государственного университета
453640 Сибай, ул. Генерала Кусимова, 2
[2] Институт биологии УНЦ РАН
450074 Уфа, пр. Октября, 69
E-mail: geobot@bashnet.ru
[3] Башкирский государственный педагогический университет
450000 Уфа, ул. Октябрьской революции, 3а

Поступила 15.01.2003
Окончательный вариант получен 03.04.2003

Главной задачей заповедников является охрана и изучение биологического разнообразия, которое должно быть изучено на 3 уровнях: гамма- (флора заповедника), бета- (разнообразие сообществ) и альфа- (видовое богатство сообществ). Для определения бета- и альфа-разнообразия необходимо использовать единую классификацию растительности, что позволяет и сравнивать биоразнообразие заповедников, и определять репрезентативность растительности заповедника по отношению к растительности региона, в котором он расположен (Оценка..., 2000; Миркин и др., 2002).

В рецензируемой монографии использован метод классификации растительности Браун-Бланке, широко используемый в Европе и получающий распространение в России. Ее автор В. Г. Онипченко много лет проводит стационарные и экспериментальные исследования разнообразия альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Он пришел к выводу, что ценность результатов может быть повышена, если исследуемые сообщества обретут точный синтаксономический адрес, что позволит достаточно четко определять области экстраполяции выявляемых закономерностей. Монография представляет собой итог синтаксономических исследований автора, в ее основе — 700 геоботанических описаний, выполненных Онипченко в течение 16 лет (1980—1995 гг.).

Книга открывается «Введением», из которого читатель узнает о площади заповедника (85 тыс. га) и о том, что при хорошей изученности флоры синтаксономия растительности практически не разработана.

Глава 2 «Описание района и методы» имеет особо важное значение для понимания содержания книги. В ней охарактеризованы география, климат, геология, почвы, флора и зонирование, растительность, животные, история влияния человека и методы исследования. В этом очерке обращают на себя внимание следующие моменты: 1) в отличие от традиционной отечественной генетической классификации почв использована распространенная в Европе классификация ФАО, опирающаяся на классификационный подход американских почвоведов. Так, в качестве высших единиц классификации почв рассмотрены комбизоли, лептозоли и хистозоли. Любая интернационализация научного языка полезна, так как облегчает взаимопонимание ученых разных стран. Тем не менее следовало бы сопоставить систему ФАО с генетической классификацией почв; 2) для проведения «линии демаркации» субальпийской и альпийской зон очень удачно использовано присутствие в мозаике растительности сообществ классов Mulgedio-Aconitetea и Salicetea herbaceae; 3) вместо популярных у российских синтаксономистов пакетов программ TURBOVEG, MEGATAB, TWINSPAN и CANOCO использована оригинальная программа Syntaxon и пакет программ MVSP для кластерного анализа и многомерной ординации методом DCA; 4) при синтаксономическом анализе, вопреки ортодоксальным представлениям Браун-Бланке о разделении диагностических видов на характерные и дифференцирующие, дана их трактовка как единой группы. Впрочем, диагностические комбинации выбраны им столь удачно, что по существу состоят из характерных видов.

Главы 3—13 посвящены характеристике альпийских и близких к ним некоторых лесных сообществ (соответственно классы Thlaspietea rotundifolii, Asplenietea trichomanis, Scheuchzerio-Caricetea fuscae, Montio-Cardaminetea, Carici rupestris-Kobresietea bellardii, Juncetea trifidi, Calluno-Ulicetea, Salicetea herbaceae, Mulgedio-Aconitetea, Loiseleurio-Vaccinietea, Vaccinio-Piceetea). Эти главы написаны по четкому плану. Вначале приводится общее описание класса с синоптической диагностической таблицей входящих в него единиц, далее рассматриваются порядки и союзы и приводятся характеризующие таблицы ассоциаций. Эти таблицы сопровождаются кратким комментарием из 2 частей: флористическая характеристика (по существу это «растительность», так как Онипченко приводит в этом разделе и данные о структуре сообществ) и экологическая характеристика (описаны местообитания сообществ — экспозиция, крутизна склона, субстрат, время сохранения снежного покрова).

Автор следует международному «Кодексу фитосоциологической номенклатуры» и приводит описания-типы новых ассоциаций и субассоциаций и ассоциации-типы новых союзов. Немногочисленные «огрехи» при указании типов были ликвидированы автором специальной синтаксономической заметкой (Онипченко, 2002).

В целом таблицы составлены безупречно. Ограничимся общей оценкой синтаксономии и приведем ее количественную характеристику (в скобках указано число новых единиц, включая ассоциации Н. Л. Цепковой): классов — 13, порядков — 16 (2), союзов — 22 (13), ассоциаций — 30 (24).

Нетрудно увидеть, что «горизонтальное» варьирование (региональная специфика) отражено преимущественно на уровнях союза и ассоциации (а также субассоциаций, которые выделены в составе большинства ассоциаций). Это вполне естественно и позволяет легко встроить синтаксономию Онипченко в уже сформировавшуюся систему высших единиц альпийской растительности Центральной и Западной Европы. В диагностические комбинации традиционных высших единиц (порядков и классов) автор включил только «центрально-европейские» виды. По нашему мнению, для отражения региональной специфики следовало бы включить региональные диагностические виды.

Большинство ассоциаций названо удачно по видам, которые отражают и физиономию сообществ, и условия их местообитаний. Тем не менее полагаем, что называть ассоциации по одному виду, тем более с широкой экологической амплитудой (например, Saxifragetum sibiricae), нецелесообразно. Недостатки таких названий проявятся при развитии синтаксономии. При более детальном исследовании разнообразия растительных сообществ количество ассоциаций будет возрастать (в настоящем варианте синтаксономии на один союз в среднем приходится менее 2 ассоциаций; очевидно, что пока вариация флористического состава сообществ в пределах союза выявлена не полностью).

Хотелось бы обратить внимание на замечание принципиального характера: в составе класса Vaccinio-Piceetea выделена «дериватная ассоциация» Senecioni nemorensis-Betuletum litwinowi. Это «синтаксономический нонсенс». Видимо, эту ассоциацию можно было поместить в класс Mulgedio-Aconitetea.

В главе 14 «Антропогенные изменения растительности» рассматриваются процессы синантропизации альпийской растительности, в частности указывается утеря лишайников в асс. Pediculari comosae-Eritrichietum caucasici и сукцессия сообществ альпийского высокотравья в луга с доминированием *Nardus stricta*. При перевыпасе на богатых почвах доминирование получают непоедаемые растения *Rumex alpinus*, *Veratrum album*, *Cirsium pugnax*, *C. obvallatum*.

Книгу завершает глава 15 «Многомерный анализ синтаксонов». Это своего рода дань современной тенденции компьютеризации синтаксономии. Автор приводит результаты кластерного анализа и ординации 47 синтаксонов (низших единиц — субассоциаций и ассоциаций, в которых субассоциации не выделялись). Приведенная дендрограмма в целом соответствует результатам классификации по методу Браун-Бланке, хотя выявлены и некоторые различия, связанные с тем, что при формальном кластерном анализе или ординации методом DCA уравнивается «диагностический вес» всех видов и игнорируется физиономия, которая важна для отнесения сообществ к высшим единицам. Весьма показательно, что из 3 выделенных осей Онипченко смог интерпретировать только первую — комплексный градиент увлажнения и высоты над уровнем моря. Он пишет о том, что при интерпретации 2-й оси «столкнулся с трудностями», а об экологическом значении 3-й — вообще ничего не пишет! Таким образом, в целом следует отметить, что компьютерные методы мало что добавили к результатам построения синтаксономии на основе классического метода Браун-Бланке.

Общая оценка книги высокая. Она безупречна по ботанической культуре: знанию автором флоры, полноте биологических описаний, четкости построения, убедительности экологической интерпретации синтаксонов.

Это уже второе выступление Онипченко в авторитетной серии трудов Рюбелевского ин-та, первое выступление было коллективным, при его очевидном лидерстве (Experimental..., 1994; Миркин, Соломещ, 1996). Эти публикации способствуют повышению рейтинга российской науки о растительности в мировом научном сообществе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Мартыненко В. Б., Наумова Л. Г. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.:Научный мир, 2000. 196 с. // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 3. С. 270—272.

Миркин Б. М., Соломещ А. И. Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus // Veroffentlichungen des Geobotanischen Instituts der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rubel, in Zurich. 1994. Heft 115. 118 S. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 47. С. 101—103.

Онипченко В. Г. Типификация некоторых ассоциаций скально-сыпной растительности Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 3. С. 88—89.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. 196 с.

Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus // Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rubel, in Zurich. 1994. Heft 115. 118 S.

ХРОНИКА

УДК 582.263

© А. А. Гончаров,[1] С. Б. Гончарова[2]

IV МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ «БИОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЯ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ» (СМОЛЕНИЦЕ, СЛОВАКИЯ, 24—28 ИЮНЯ 2002)

A. A. GONTCHAROV, S. B. GONTCHAROVA. THE IV INTERNATIONAL SYMPOSIUM «BIOLOGY AND TAXONOMY OF GREEN ALGAE» (CONGRESS CENTER OF THE SLOVAK ACADEMY OF SCIENCES SMOLENICE, SLOVAKIA, JUNE 24—28, 2002)

[1] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Тел. (3242)310193
[2] Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024 Владивосток, ул. Маковского, 142
Тел. (3242)330657
E-mail: flora@bgi.dvo.ru
Поступила 13.03.2003

С 24 по 28 июня 2002 г. в замке Смоленице под Братиславой в конгресс-центре Словакской академии наук состоялся IV Международный симпозиум «Биология и таксономия зеленых водорослей», организаторами которого выступили фикологическая секция Словакского ботанического общества и Словакская академия наук при поддержке Института ботаники Словакской академии наук и факультета естественных наук Comenius университета. Председателем организационного комитета был профессор F. Hindák (Словакия), в оргкомитет вошли P. F. M. Coesel (Нидерланды), L. Kováčik (Словакия), A. Lukešová (Чехия), J. Makovinská (Словакия), D. Viček (Словакия). В симпозиуме приняли участие 85 участников из 27 стран, в том числе 3 российских альголога. Всего было заявлено 28 устных и 43 стендовых докладов. Работа симпозиума велась по 6 секциям: «Почвенные водоросли», «Десмидиевые», «Таксономия и флористика, Гидробиология», «Физиология и экология» и «Генетика и молекулярная биология» и была открыта пленарным заседанием, на котором было заслушано 6 докладов, посвященных общим вопросам таксономии зеленых водорослей. Все представленные на этом заседании доклады в той или иной мере касались результатов молекулярно-филогенетических исследований в различных группах водорослей.

Происхождению и эволюции родов *Pleodorina* и *Volvox* (*Volvocales*) был посвящен доклад **H. Nozaki** (Япония). Автором отмечено, что оба рода не являются монофилетичными. Анализ молекулярных данных позволил выделить в сем. *Volvocaceae* большой монофилитический кластер, объединяющий 5 эволюционно продвинутых родов (*Yamagishiella*, *Platydorina*, *Eudorina*, *Pleodorina*, *Volvox*), образующих 2 группы: A) *Volvox* sect. *Volvox* и анизогамный род *Platydorina*; B) 3 секции *Volvox*, роды *Eudorina*, *Pleodorina* и изогамный род *Yamagishiella*. В группе B виды рода *Volvox* представлены 3 линиями: штаммами из sect. *Merrillosphaera*, sect. *Copelandosphaera* и родственной им группой, объединяющей *V. aureus* (sect. *Janetosphaera*) и некоторые виды *Pleodorina* (*P. californica* и *P. japonica*). В заключение автор заметил, что в свете новых данных предложенная им же ранее схема эволюционного развития от *Volvox*-подобных водорослей к *Pleodorina* кажется маловероятной. Анизогамия, по его мнению, могла возникать дважды внутри *Volvocaceae* из изогамии.

Таксономические проблемы классификации коккоидных зеленых водорослей, рассматривавшихся ранее в составе порядков *Chlorococcales* и *Chlorellales*, были обсуждены в выступлении **L. Krienitz** (Германия). Докладчик отметил, что уже достаточно давно стала очевидной неприемлемость старой классификационной схемы *Chlorophyta* s. l., основанной преимущественно на типе морфологической организации. Однако до сих пор не представляется возможным предложить новую систему, учитывающую эволюционные связи водорослей, а не морфологическое сходство. Для многих таксонов по-прежнему остается неясной их филогенетическая принадлежность.

Результаты молекулярно-филогенетического исследования (сравнения последовательностей 18S rDNA) сем. *Golenkiniaceae* (*Chlorophyta*) были обобщены в докладе **M. Wolf** (Германия). Автором было показано, что род *Golenkinia* не является родственным *Polyedriopsis* (*Sphaeropleales*), как это предполагалось ранее. Полученные данные указывают также на парафилетичность рода *Micractinium* и его близость к *Chlorella* (*Trebouxiophyceae*).

Молекулярной филогении конъюгат (*Zygnemophyceae*, *Streptophyta*) было посвящено выступление **А. А. Гончарова** (Германия). В докладе отмечено, что, несмотря на длительную историю изучения конъюгат, взаимоотношения таксонов различного ранга (семейств, родов, видов), так же как концепции рода и вида, в изучаемой группе до сих пор остаются спорными. Результаты анализа 150 последовательностей SSU rDNA подтверждают монофилитичность класса *Zygnemophyceae* и порядка *Desmidiales* и указывают на искусственность порядка *Zygnematales*. Бóльшая часть родов из этого порядка формирует единый кластер, имеющий внутреннюю структуру, не соответствующую его дроблению на 2 семейства и лишь частично согласующуюся с классификацией, основанной на признаках морфологии хлоропласта. В то же время роды *Spirogyra*, *Netrium* и *Roya* представляют монофилитические линии, не входящие в последний кластер. Полученные данные подтвердили, что некоторые роды конъюгат являются полифилетичными.

По вопросам почвенной альгологии были сделаны доклады, посвященные роли зеленых водорослей в сукцессионных процессах в Арктике и на нарушенных субстратах (**A. Lukešová**, Чехия), а также разнообразию рода *Scenedesmus* в почвах пустынь (**J. R. Johansen**, США). В первом докладе отмечено, что водоросли и цианобактерии играют важную роль в инициации сукцессионных процессов совместно с другими микроорганизмами, формируя своеобразную «пленку», стабилизирующую почвы, улучшающую инфильтрацию воды, повышающую содержание питательных веществ в первичном субстрате и подготавливающую условия для заселения почв сосудистыми растениями. Как правило, на нарушенных субстратах первыми поселяются водоросли из родов *Actinochloris*, *Bracteacoccus*, *Chlorella*, *Coccomyxa*, затем — нитчатые из рода *Klebsormidium*.

В стендовой сессии названной секции рассмотрено 10 докладов, посвященных различным аспектам изучения почвенных водорослей: флорам различных территорий, таксономической ревизии рода *Pseudococcomyxa* (**И. Костиков,** Украина), роли почвенных водорослей в повреждении памятников культуры Украины (**Т. Даренко**), флоре эпифитных зеленых водорослей памятников исторического кладбища в Братиславе (**B. Uher,** Словакия) и др.

На секции, посвященной десмидиевым водорослям, было заслушано 10 докладов и рассмотрено 4 стендовых доклада, освещающих проблемы флористики, морфологии, таксономии и экологии представителей класса *Zygnemophyceae* Западной и Центральной Европы (**F. A. C. Kouwets**, Голландия), Голландии (**P. F. M. Coesel** и **A. M. T. Joosten**), Дании (**K. Olrik**), Чехии (**K. Trojánková**), Словакии (**F. Hindák**), Литвы (**J. Kostkevičiené**) и Венгрии (**G. Fehér**).

Проблемы классификации редких водорослей рассмотрены в докладе **R. Lenzenweger** (Австрия). Автором обсуждено положение в системе «редких—обычных» видов, часто встречающихся в одних частях своего ареала, а в других — классифицируемых как очень редкие. Автор сообщил о находке 6 таксонов из сем. *Desmidiaceae* в изолированных местообитаниях в Австрии, далеко от районов из обычного распространения.

На заседаниях секции, а также в неформальной обстановке активно обсуждался вопрос монографической обработки рода *Cosmarium* для «Süsswasserflora von Mittel Europa». Коллектив авторов в составе F. A. C. Kouwets, P. F. M. Coesel и R. Lenzenweger уже начал работу по ревизии этого очень обширного и весьма проблематичного рода из состава десмидиевых.

На секции «Таксономия и флористика» было представлено 7 докладов, в которых рассматривались вопросы систематики и биологии отдельных таксонов зеленых водорослей. Был заслушан флористический обзор *Cladophoraceae* Китая (**Z. Hu**). Интересный доклад **L. Hoffmann** (Люксембург) был посвящен ревизии сем. *Radiococcaceae*. Автором предложена новая классификационная схема семейства, учитывающая как традиционные, легко определяемые признаки (способность образовывать сферические вегетативные клетки, наличие или отсутствие пиреноидов, количество автоспор, механизмы вскрывания стенки спорангия), так и ранее не использовавшиеся в систематике *Radiococcaceae* признаки (способность образовывать тубулярно разветвленные или плоские сарциноидные колонии, число хлоропластов). Согласно этим принципам, в семействе выделено 25 родов.

Общим проблемам флористики пресноводных водорослей было посвящено выступление **O. Lhotský** (Чехия), который отметил необходимость дальнейшего развития подобных исследований и исключительную важность оригинальных иллюстраций и описаний.

В стендовой сессии секции были представлены доклады, посвященные морфологии и экологии некоторых коккоидных зеленых водорослей (**H. Bucka,** Польша), биоразнообразию водорослей в национальном парке Great Smoky Mountains (**J. R. Johansen,** США), изучению видового состава и морфологии *Botryococcaceae* (**J. Koreivienė**, Латвия), *Dicranochaete* (**M. Kitner,** Чехия), *Klebsormidium flaccidum* (**A. Poulĭčková,** Чехия), *Trachelomonas* (**K. Wołowski,** Польша), а также представлен новый вид *Chlamydomonas ucrainica* из секц. *Agloe* (**Э. Демченко,** Украина).

В одном из докладов секции «Гидробиология» **J. Barica** (Канада) рассмотрел проблему извлечения и переработки с помощью водорослей органических веществ, содержащихся в отходах жизнедеятельности человека. Автор отметил, что эвтрофикация воды — одна из острейших экологических проблем, и в некоторых странах она уже достигла критического уровня. Программа очистки вод не в состоянии справиться с проблемами при существующем росте населения, особенно в мегагородах. В связи с этим необходима разработка эффективных программ очистки сточных вод, использующих весь арсенал технических и биологических мер. Остальные доклады и стендовые сообщения секции освещали различные аспекты динамики обилия и видового состава водорослей планктона и перифитона пресноводных водоемов.

На заседании секции «Физиология и экология» были заслушаны доклады **J. Omelková** (Чехия) и **O. H. Sayed** (Египет), в которых были представлены результаты изучения воздействия светового стресса и низкого содержания азота в среде на пигментный состав некоторых водорослей. Данные исследования проводились с целью определения видов, потенциально пригодных для промышленного производства различных каротиноидов. В стендовой сессии секции было рассмотрено 6 сообщений, посвященных вопросам содержания цианотоксинов в водоемах Словакии (**M. Horecká**), их воздействию на зеленые водоросли (**R. Żbikowski**, Польша), биологически активным веществам *Ulva* (**S. Mehrabian,** Иран) и др.

Бóльшая часть докладов и постеров, представленных на секции «Генетика и молекулярная биология», была посвящена результатам исследований, в которых использовались штаммы *Chlamydomonas reinhardtii* в качестве модельного организма.

Сообщения, представленные на симпозиуме, будут опубликованы в журнале «Biologia» (Bratislava).

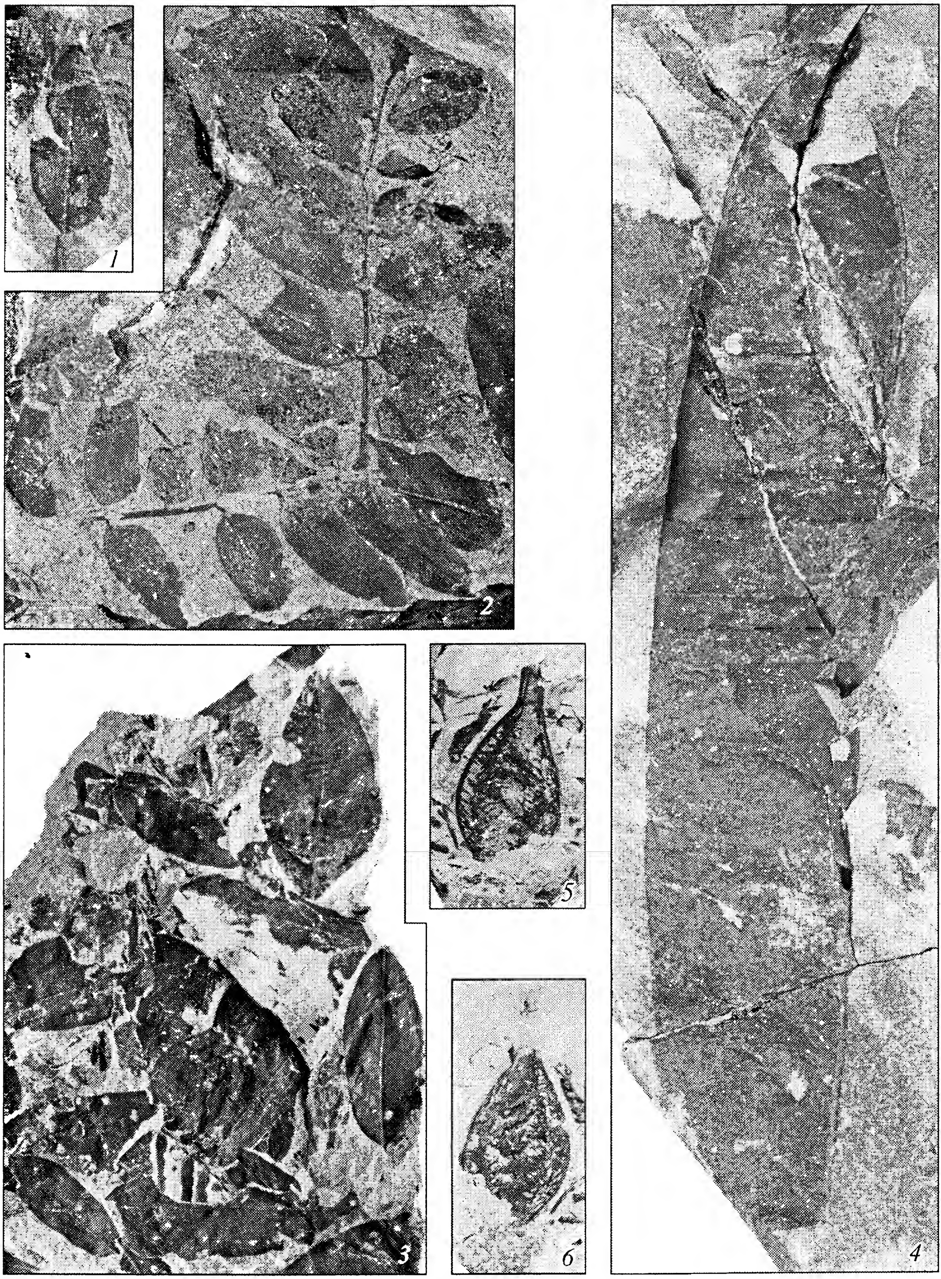


Таблица I.

1—3 — *Leguminosites* sp. A. *1*, *3* — мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1182, 1346; *2* — мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1821; *4* — *Leguminocarpon* sp. A. Мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1861; *5*, *6* — *Leguminocarpon* D. Отпечаток и противоотпечаток плода, мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1261а, б.

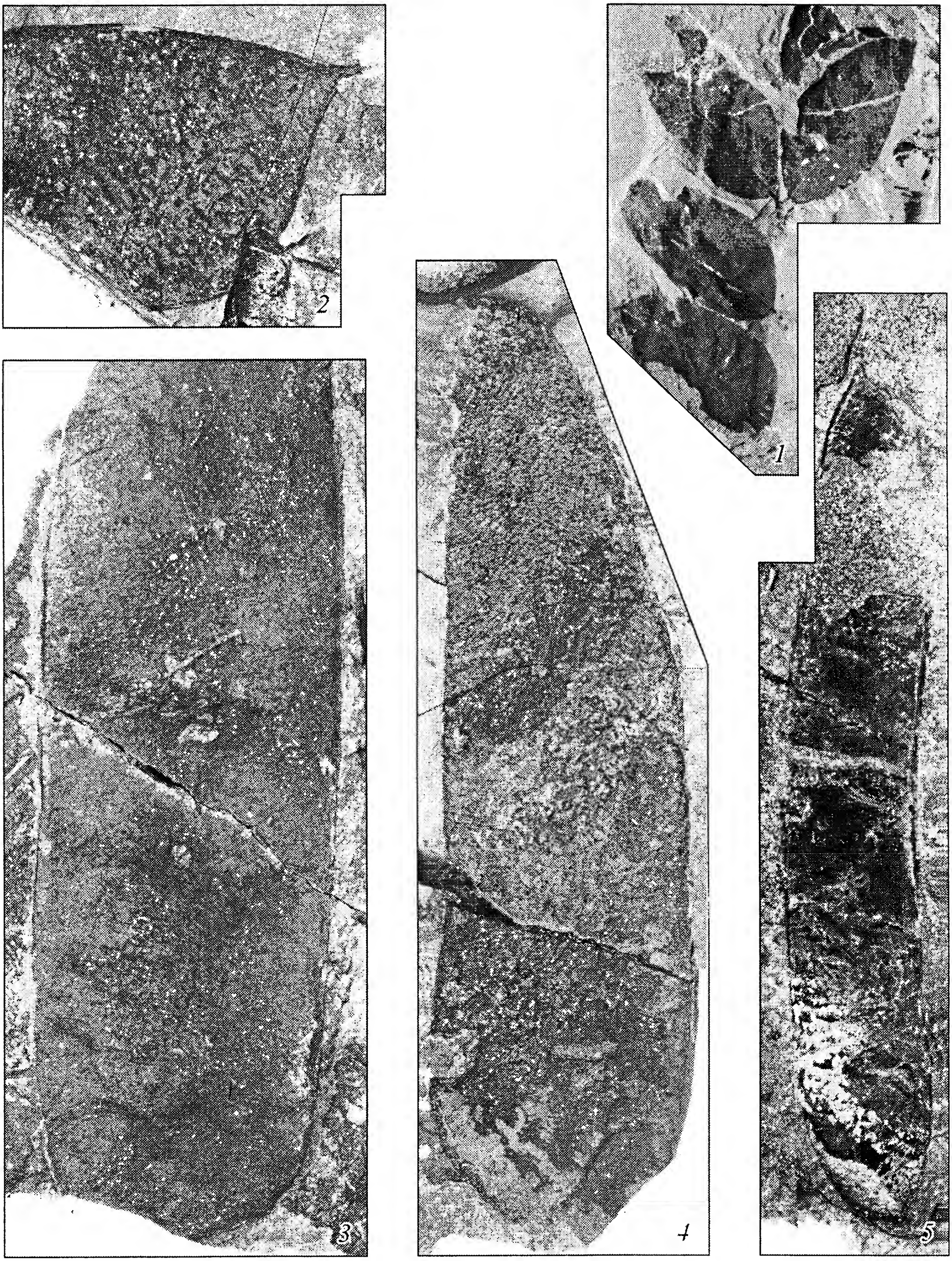


Таблица II.

1 — ***Leguminosites*** sp. B. Мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1342; *2—4* — ***Leguminocarpon*** sp. B. Мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1687, 1783, 1707; *5* — ***Leguminocarpon*** sp. A. Мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1689.

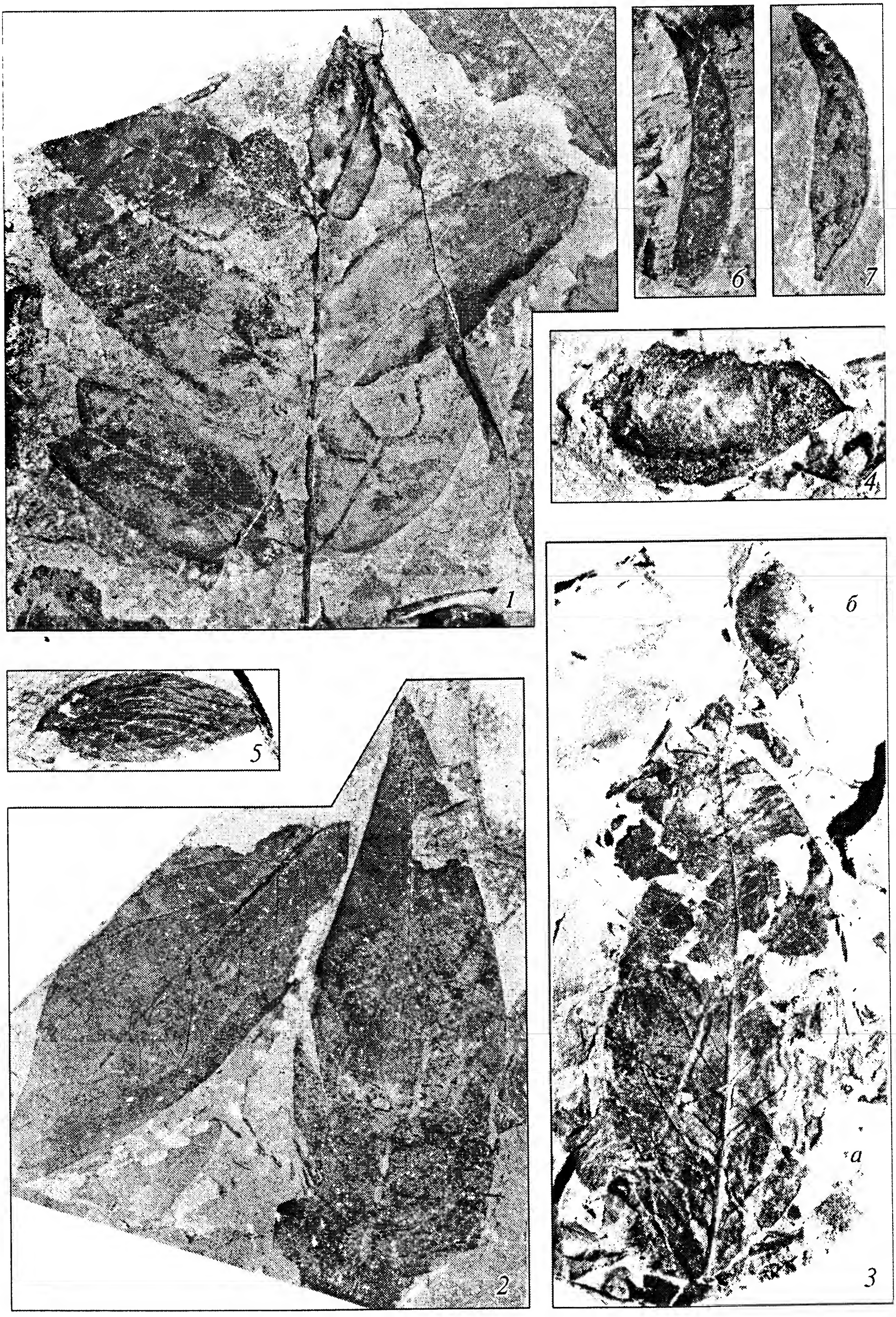
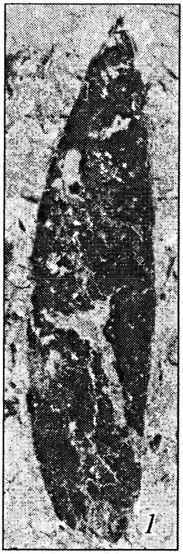
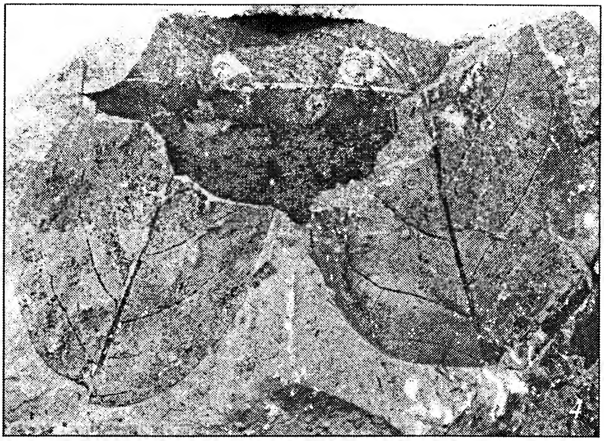


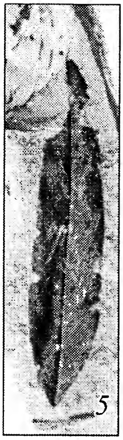
Таблица III.

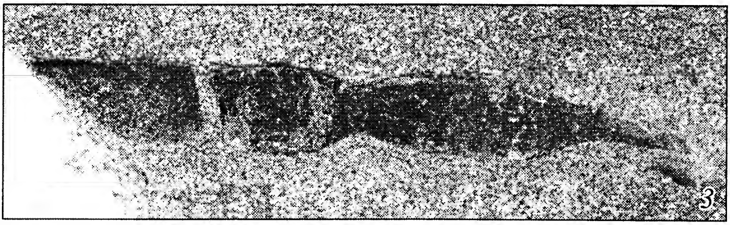
1 — ***Leguminosites*** sp. C. Мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1813; *2*, *3а* — ***Leguminosites*** sp. D. *2* — Мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1891, *3а* — мыс Ребро, колл. 960-19, обр. 1212а; *3б*, *4* — ***Leguminocarpon*** sp. E. Мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1212б, *4* — ×2; *5* — ***Leguminocarpon*** sp. G. Мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1337; *6*, *7* — ***Leguminocarpon*** sp. F. Мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1223в, б.

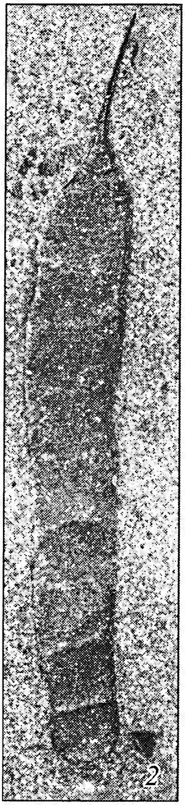
К с. 31

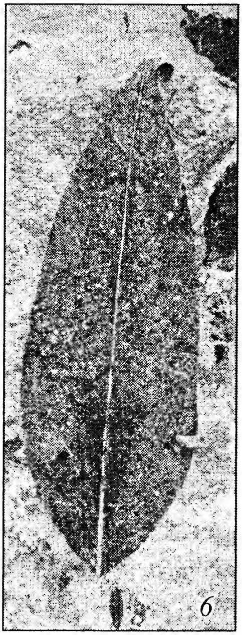












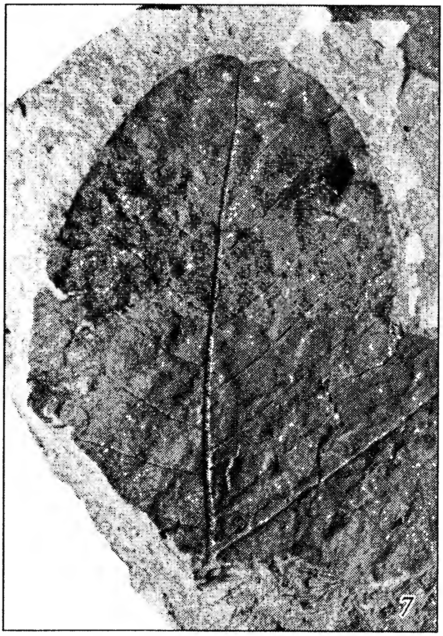


Таблица IV.

1 — ***Leguminocarpon*** sp. H. Мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1335; *2*, *3* — ***Leguminocarpon*** sp. C. Мыс Кинги, колл. 960-19, обр. 1657а, б; *4* — ***Leguminosites*** sp. F. Бухта Чемурнаут, колл. 960-10, обр. 1490; *5*, *6* — ***Leguminosites*** sp. E. Мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1341, 1354; *7* — ***Leguminosites*** sp. G. Мыс Ребро, колл. 960-9, обр. 1336.

К статье И. В. Стоник и Н. А. Айздайчер, с. 82

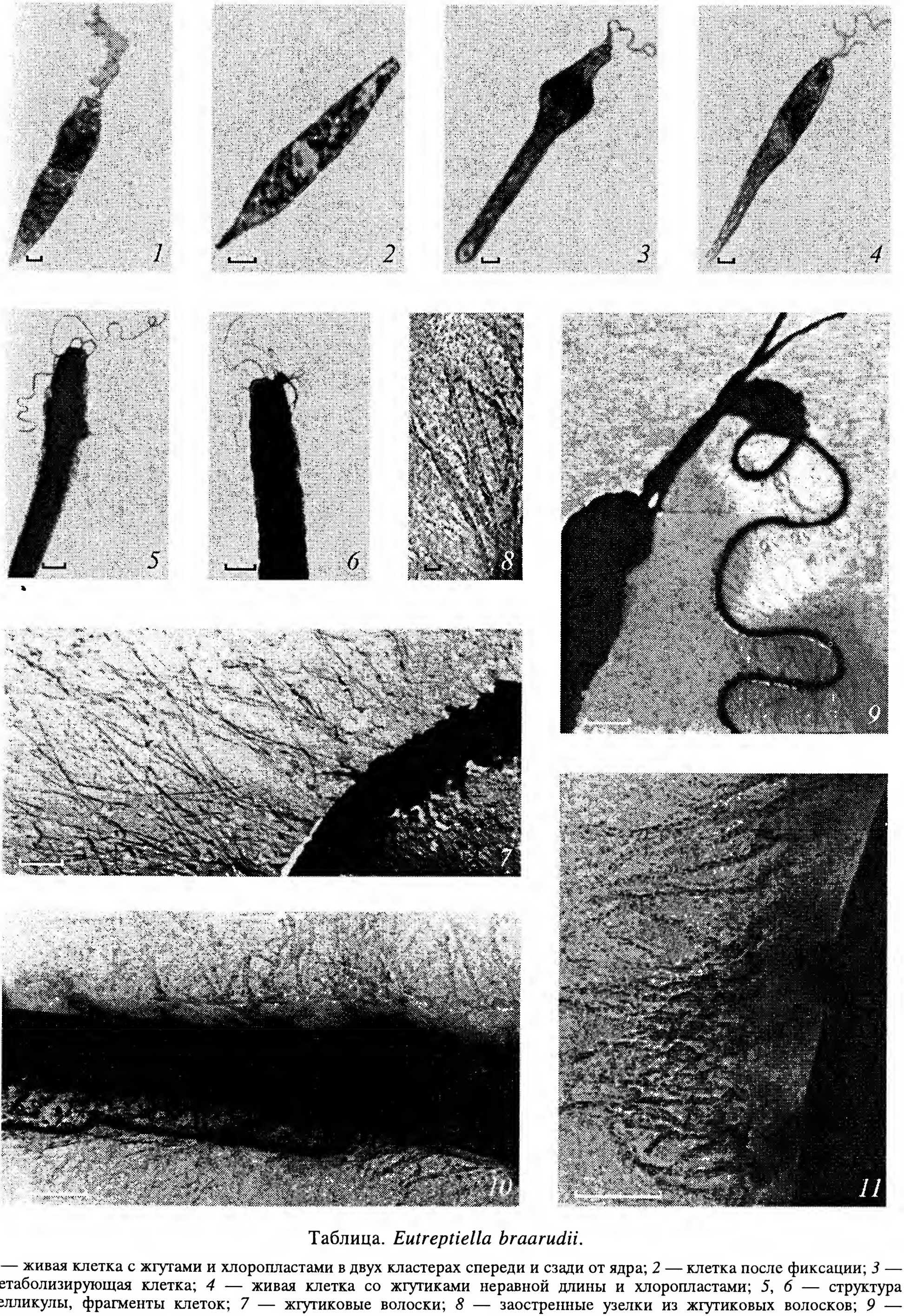


Таблица. *Eutreptiella braarudii.*

1 — живая клетка с жгутами и хлоропластами в двух кластерах спереди и сзади от ядра; *2* — клетка после фиксации; *3* — метаболизирующая клетка; *4* — живая клетка со жгутиками неравной длины и хлоропластами; *5*, *6* — структура пелликулы, фрагменты клеток; *7* — жгутиковые волоски; *8* — заостренные узелки из жгутиковых волосков; *9* — жгутиковые волоски в заостренных узелках на протяжении длинного жгута; *10*, *11* — беспорядочно расположенные волоски, образующие подобные войлоку структуры на поверхности жгутиковой мембраны (*1—11* — Японское море, *1—4* — Амурский залив, *5—11* — бухта Золотой Рог). *1—4* — СМ. *5—11* — ТЭМ. Масштабные линейки: *1—6*, *9* — 10 мкм; *7*, *8*, *10*, *11* — 1 мкм.

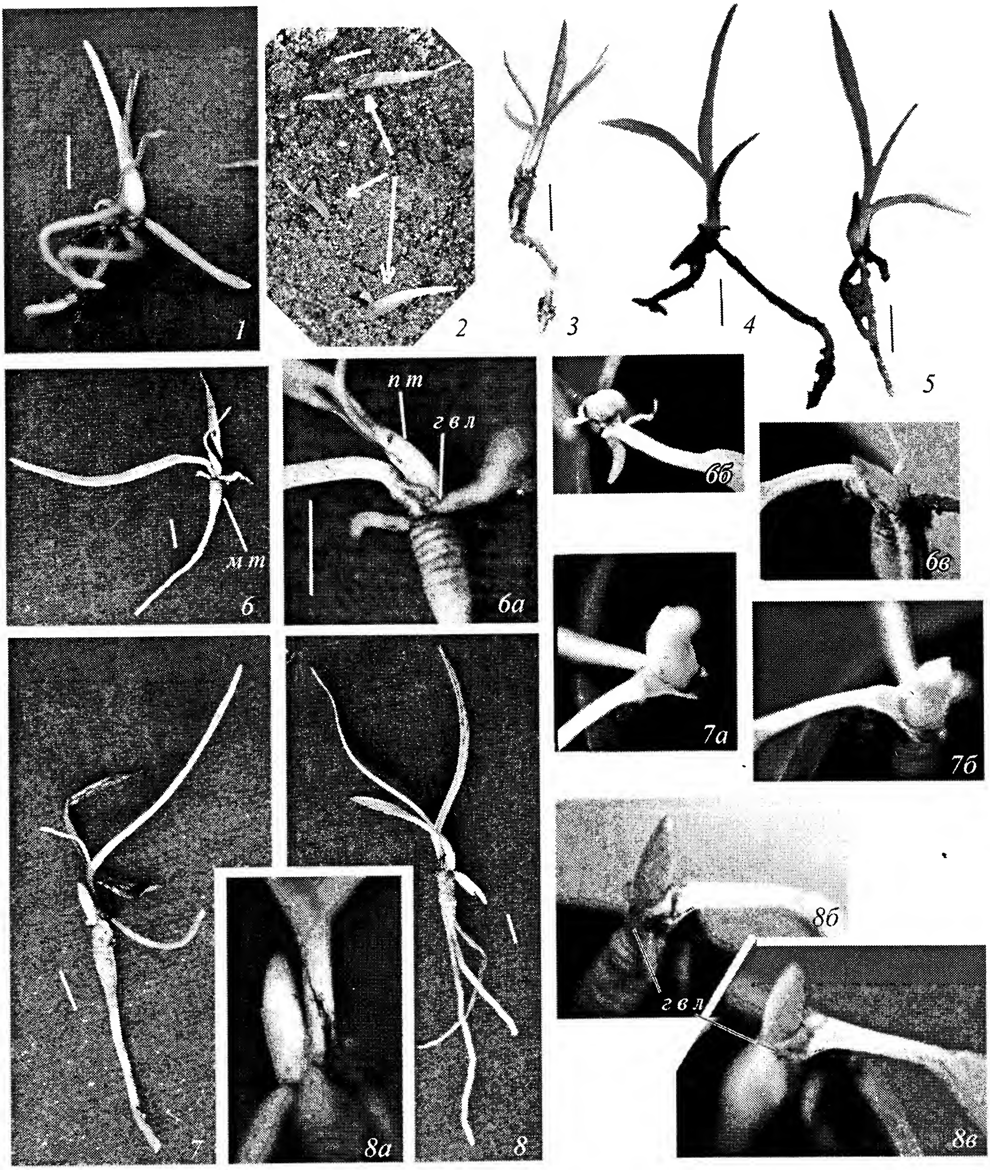


Таблица I. *Dactylorhiza baltica*.

1 — проросток, выращенный в культуре *in vitro*, в момент высадки в почву; *2—8* — проростки на следующий после высадки год (*2—5* — в начале мая, *6—8* — в начале сентября: самый мелкий (*3*, *6*), средний (*4*, *7*), крупный (*5*, *8*); *6а—в*, *7а*, *б*, *8а—в* — почка возобновления проростков *6*, *7* и *8* соответственно; *гвл* — границы влагалища листа материнского растения, *мт* — молодой тубероид, *пт* — почка тубероида. Масштабная линейка — 1 см.

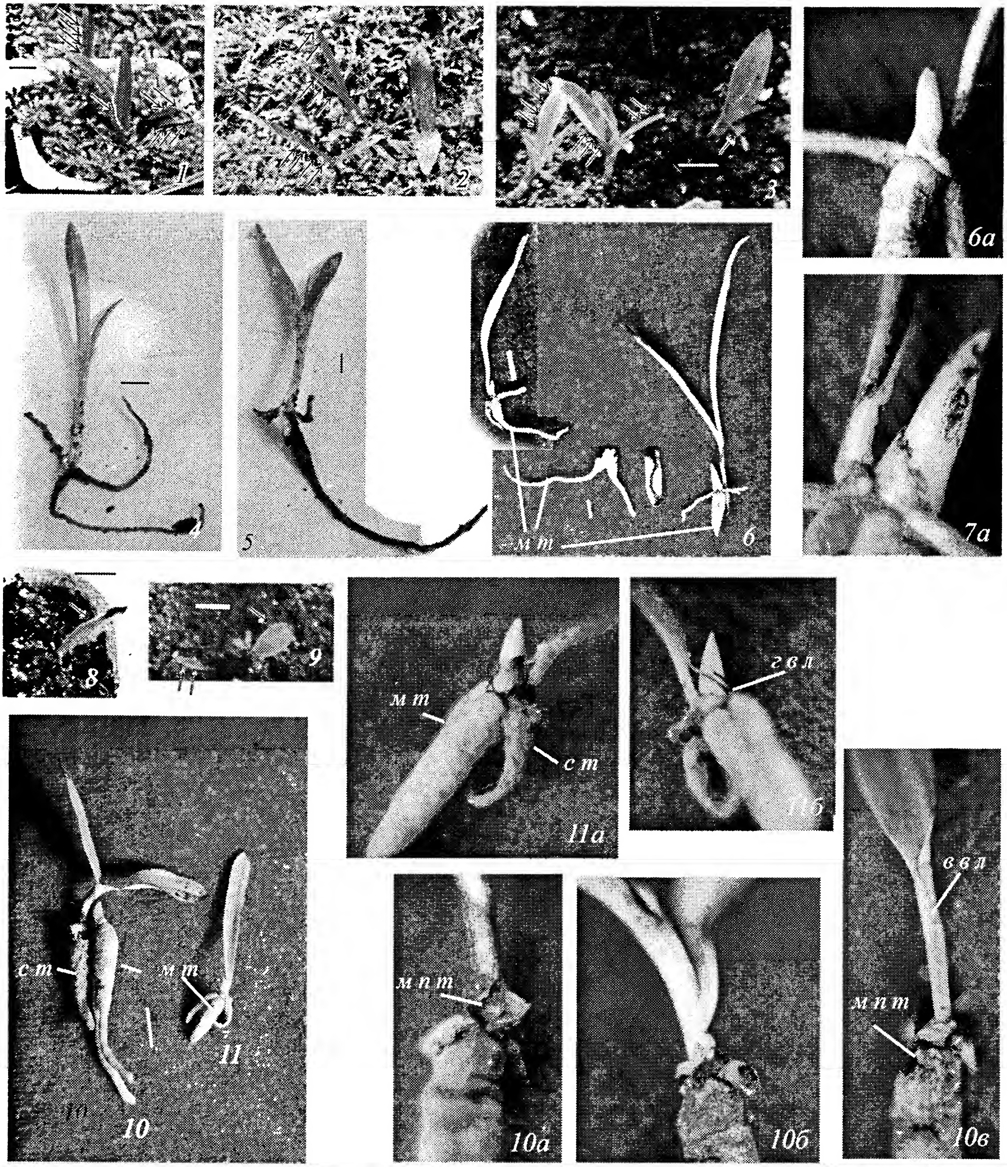


Таблица II. *Dactylorhiza purpurella* (*1—7*) и *D. okellyi* (*8—11*).

1—7 — растения на следующий после высадки год в начале сентября (*1*), через 2 года летом (*2*), через 3 года в начале мая (*4*, *5*) и в начале сентября (*6*, *7*); *6а* — почка возобновления проростка с одним листом; *7а* — почка возобновления проростка с 2 листьями (одни и те же растения обозначены одинаковым количеством стрелок); *8* — растение через год после высадки (сентябрь); *9—11* — растения через 3 года летом (*9*) и в сентябре (*10*, *11*) (*9* — растение то же, что и на *8*, обозначено одной стрелкой, растение с 1 листом обозначено двумя стрелками); *10а—в* — в разные стороны материнского растения после отделения молодого тубероида до удаления 1-го зеленого листа (*10а*, *10б*) и после (*10в*): влагалище 2-го зеленого листа узкое, его края листа сходятся на стороне, противоположной месту прикрепления молодого тубероида; *11а*, *11б* — почка возобновления растения с одним листом; *ввл* — влагалище 2-го листа материнского растения, *гвл* — границы влагалища листа материнского растения, *мпт* — место прикрепления молодого тубероида, *мт* — молодой тубероид, *ст* — старый тубероид. Масштабная линейка — 1 см.

К статье Ю. А. Иваненко, с. 134

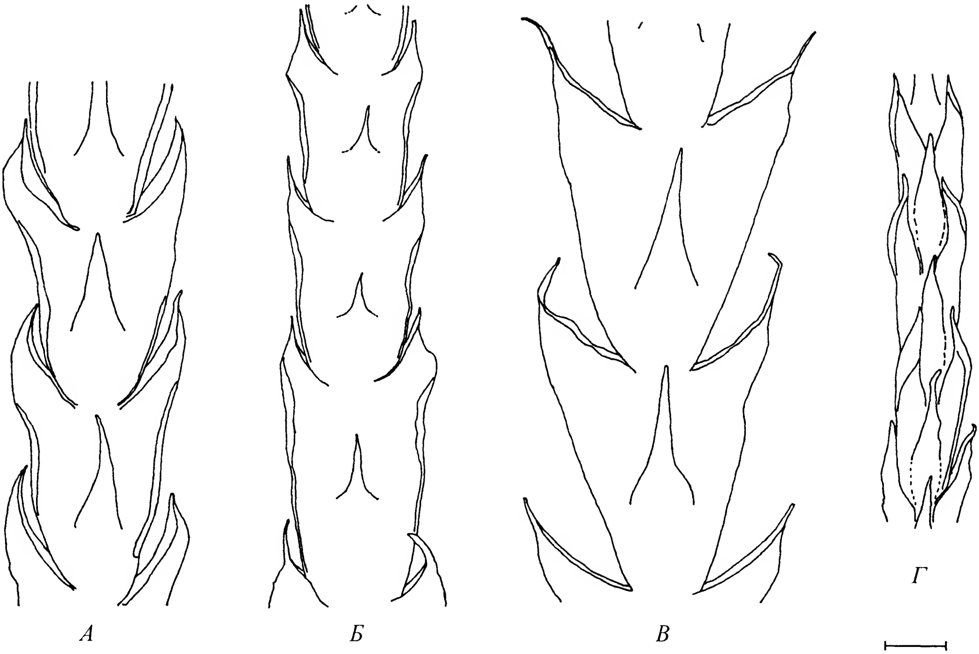


Таблица. Фрагменты боковых вегетативных веточек (с нижней стороны) видов *Diphasiastrum*.

А — ***Diphasiastrum wilceae*** (типовой образец; LE), *Б* — *D. complanatum* (Ленинградская обл., М. Тилина, 26.06.1948; LECB), *В* — *D. multispicatum* (Vietnam. Г. В. Микешин, V—VI 1963; MHA), *Г* — *D. tristachyum* (Ленинградская обл., Ю. А. Иваненко, 20.09.2002; LECB). Пунктиром отмечены низбегающие основания нижних листьев, наиболее хорошо развитые и выпуклые у *D. tristachyum*. Масштабная линейка — 1 мм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2003. VOL. 88. N 9) Page

Afonina O. M., Matveyeva N. V. Mosses of the Bolshevik Island (Severnaya Zemlya Archipelago) 1
Budantsev L. Yu. The role of legumes (*Leguminosae* s. l.) in the history of early Paleogene flora in the North-Eastern Asia 25
Kashin A. S., Demotshco Yu. A., Martinova V. S. Caryotypic variation in populations of apomictic and sexual species of agamic complexes of *Asteraceae* 35
Vasilevich V. I., Bibikova T. V. Reed grass spruce forest (Calamagrosti arundinaceae-Piceetum) in European Russia 55
Darbaeva T. E. Ecological-historical floristic species complexes of chalky hills in the North-Western Kasakhstan 66

COMMUNICATIONS 81

Stonik I. V., Aizdaicher N. A. New data on the morphology of *Eutreptiella braarudii* (*Euglenophyta*) from the Far Eastern seas of Russia 81
Okhapkin A. G., Startseva N. A. The composition and ecology of dominant phytoplankton species in smaller waterbodies of urban territories: diatom, green and blue-green algae 84
Kulakov V. G. Foliose and fruticulose lichens of Baskunchak Lake vicinity 96
Andronova E. V. Peculiarities of development of *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) seedlings after their transfer from *in vitro* culture to the nature 105
Perebora E. A. Distribution of orchids (*Orchidaceae*) in the North-Western Caucasus 109
Ikonnikov S. S. *Thermopsis alpina* (*Fabaceae*) in Pamir 117
Shokhina N. K. Productivity of *Hierochloë odorata* and *Hierochloë repens* (*Poaceae*) in coenoses of different density 119
Index of new plant names 127

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 128

Ivanenko Yu. A. A new species of *Diphasiastrum* (*Lycopodiaceae*) from China and the Eastern India 128

FLORISTIC FINDINGS 135

Kryukova M. V. New and rare plant species in the Northern Sikhote-Alin 135
Mochalova O. A. Floristic findings in the basin of the Kolyma River middle reaches (Magadan Region) 139
Starchenko V. M., Darman G. F. Floristic findings in the Amur River basin 144

CHROMOSOME NUMBERS 151

Krasnikov A. A., Zhirova O. S., Lomonosova M. N., Smirnov S. V. Chromosome numbers of *Asteraceae* species from the Southern Siberia and Kazakhstan 151
Volkova S. A., Boyko E. V., Antusheva I. V. Chromosome numbers of some species of Kamchatka and Sakhalin flora 154

OBITUARIES 156

Shustov M. V., Rakov N. S., Maslennikov A. V. In memoriam: Viktor Vasiljevich Blagoveshchensky (28 I 1917—12 I 2002) 156

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 161

Belikovich A. V. *G. V. Gukov.* Whose name do you bear, plant? One hundred and fifty brief biographies (From the history of botanical investigation of the Russian Far East). Second ed., rev. and suppl. Vladivostok: Dalnauka, 2001. 400 p. 161
Ishbirdin A. R., Mirkin B. M., Naumova L. G. *V. G. Onipchenko.* Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. English edition by K. Thompson // Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rubel, in Zurich. 2002. Heft 130. 168 s. 163

CHRONICLES 166

Gontcharov A. A., Gontcharova S. B. The IV International Symposium «Biology and taxonomy of green algae» (Congress Center of the Slovak Academy of Sciences Smolenice, Slovakia, June 24—28, 2002) 166

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2003. Т. 88. № 9) Стр.

Афонина О. М., Матвеева Н. В. Мхи острова Большевик (архипелаг Северная Земля) 1

Буданцев Л. Ю. Роль бобовых (*Leguminosae* s. l.) в истории раннепалеогеновой флоры на северо-востоке Азии 25

Кашин А. С., Демочко Ю. А., Мартынова В. С. Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов агамных комплексов *Asteraceae* 35

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Ельник костянично-вейниковый (Calamagrosti arundinaceae-Piceetum) в Европейской России 55

Дарбаева Т. Е. Эколого-исторические свиты флоры меловых возвышенностей Северо-Западного Казахстана 66

СООБЩЕНИЯ 81

Стоник И. В., Айздайчер Н. А. Новые данные о морфологии *Eutreptiella braarudii* (*Euglenophyta*) из дальневосточных морей России 81

Охапкин А. Г., Старцева Н. А. Состав и экология массовых видов фитопланктона малых водоемов городских территорий (диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли) . 84

Кулаков В. Г. Кустистые и листоватые лишайники окрестностей озера Баскунчак . . . 96

Андронова Е. В. Особенности развития проростков некоторых видов рода *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) после их пересадки из культуры *in vitro* в природу 105

Перебора Е. А. Распространение орхидных (*Orchidaceae*) на Северо-Западном Кавказе . 109

Иконников С. С. *Thermopsis alpina* (*Fabaceae*) на Памире 117

Шохина Н. К. Продуктивность *Hierochloë odorata* и *Hierochloë repens* (*Poaceae*) в сообществах разной плотности 119

Указатель новых названий растений 127

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 128

Иваненко Ю. А. Новый вид *Diphasiastrum* (*Lycopodiaceae*) из Китая и Восточной Индии . 128

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 135

Крюкова М. В. Новые и редкие виды растений на Северном Сихотэ-Алине 135

Мочалова О. А. Флористические находки в бассейне среднего течения реки Колымы (Магаданская область) 139

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флористические находки в бассейне реки Амур 144

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 151

Красников А. А., Жирова О. С., Ломоносова М. Н., Смирнов С. В. Числа хромосом представителей семейства *Asteraceae* из Южной Сибири и Казахстана 151

Волкова С. А., Бойко Э. В., Антушева И. В. Числа хромосом видов флоры Камчатки и Сахалина 154

ПОТЕРИ НАУКИ 156

Шустов М. В., Раков Н. С., Масленников А. В. Памяти Виктора Васильевича Благовещенского (28 I 1917—12 I 2002) 156

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 161

Беликович А. В. *Г. В. Гуков.* Чье имя ты носишь, растение? Сто пятьдесят кратких биографий: (Из истории ботанических исследований на Дальнем Востоке). Владивосток: Дальнаука, 2001. 400 с. 161

Ишбирдин А. Р., Миркин Б. М., Наумова Л. Г. *В. Г. Онипченко.* Альпийская растительность Тебердинского заповедника, Северо-Западный Кавказ / Англ. редакция К. Томпсона, 2002. 168 с. 163

ХРОНИКА 166

Гончаров А. А., Гончарова С. Б. IV Международный симпозиум «Биология и таксономия зеленых водорослей» (Смоленице, Словакия, 24—28 июня 2002) 166